

Beiträge zur Biologie der Gallwespen

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Paul Roth

aus Solothurn

Basel, 1949

Buchdruckerei E. Birkhäuser & Cie. AG.

Beiträge zur Biologie der Gallwespen

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Paul Roth

aus Solothurn

Basel, 1949

Buchdruckerei E. Birkhäuser & Cie. AG.

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen
Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren Dr. E. HANDSCHIN und Dr. A. PORTMANN

Basel, den 22. Februar 1949

Prof. Dr. *M. Geiger-Huber*, Dekan



Separatabdruck aus den
Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel
Band LX, 1949

Beiträge zur Biologie der Gallwespen

Beiträge zur Biologie der Gallwespen.

Mit 16 Textfiguren.

Von Paul Roth.

(Aus der zoologischen Anstalt der Universität Basel.)

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung	105
II. Beobachtete Arten von Cynipidengallen	107
III. Material und Methodik	108
IV. Der Abbau des Gallennährgewebes	111
1. Übersicht über den Bau der Cynipidengallen	111
2. Die Entwicklung der Gallen und der Beginn des Larvenfrasses	114
3. Der Abbau des Nährgewebes durch die Larve	115
4. Der Einfluss der Larve auf den Umwandlungsprozess	120
5. Zellmembranen und Gerbstoffe	124
V. Übersicht über den Bau der Cynipidenlarven	126
1. Anatomie des Larvenkörpers	126
2. Die Organisation des Kopfes	131
3. Das Wachstum der Cynipidenlarven	134
VI. Nahrungsaufnahme und Verdauung	138
1. Die Nahrungsaufnahme	138
2. Die Verarbeitung der Nahrung im Darm	144
3. Exkremente und Defäkation	149
4. Die Häutung der Larven	154
5. Die Exkretion	155
6. Kannibalismus der Larven	158
VII. Untersuchungen zur Biologie von Larve und Galle	161
1. Beweglichkeit und Aktivität	161
2. Der Wasserbedarf der Larven	162
3. Einfluss der Temperatur	167
VIII. Diskussion	168
IX. Zusammenfassung	173
Literatur	175

I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit über die Biologie der Gallwespen hatte als Grundlage ursprünglich ein doppeltes Ziel. Einmal sollte sie genauere Kenntnisse über die Gallwespen der näheren und weiteren Umgebung von Basel liefern und sich damit in die am zoologischen Institut durchgeführten systematisch-faunistischen Arbeiten einreihen. Dann sollte aber auch versucht werden, durch geeignete Auswahl des Materials und durch biologische Beobachtungen dem immer noch zum grössten Teile ungelösten Problem der Gallenbiologie etwas näher zu kommen.

Während die Kenntnis der hier auftretenden Gallwespenarten gegenüber den bereits bekannten Angaben von BLOESCH (12) (Umgebung von Laufenburg), UHLMANN (73) (Zollikofen) und MOREILLON (51) (ganze Schweiz, besonders aber Waadt) nicht besonders erweitert werden konnte¹⁾, wurde im Laufe der Untersuchung das Hauptgewicht immer mehr auf das Studium der eigentlichen Gallenbiologie gelegt.

Die Gallen werden von KÜSTER (42) definiert als „alle diejenigen durch einen fremden Organismus veranlassten Bildungsabweichungen, welche eine Wachstumsreaktion der Pflanze auf die von dem fremden Organismus ausgehenden Reize darstellen, und zu welchen die fremden Organismen in irgendwelchen ernährungsphysiologischen Beziehungen stehen“.

Diese Definition erfasst sowohl die einfachsten Gallformen, etwa die Erineen (Haargallen) der Gallmilben, als auch die kompliziertesten Gebilde, wie sie die Gallen der Cynipiden und Cecidomyiden darstellen.

Die Hauptfrage der Gallenkunde ist die nach der Entstehungsweise der Gallen. Gestützt auf die Untersuchungen zahlreicher Autoren nimmt man an, dass die Gallen durch einen vom Gallentier herrührenden Reiz entstehen. Dieser Einfluss wird als cecidogener Reiz bezeichnet, welchen Ausdruck wir hier verwenden in voller Erkenntnis, dass die Natur dieses Reizes heute noch nicht bekannt ist. BEYERINCK (7) vertritt die Ansicht, das Gallentier scheide einen chemischen Stoff aus, der die Gallbildung hervorrufe. MAGNUS (47) redete einem Eingriff des Tieres in die Stoffwechselvorgänge der Pflanze das Wort. Von wenigen Autoren wurden physikalische Reize angenommen. In neuerer Zeit versuchte man, Hormone mit der Gallenbildung in Verbindung zu bringen (Wund-

¹⁾ Es wurden im ganzen von 71 aus der Schweiz bekannten Gallen deren 37 aufgefunden.

hormone, Wuchsstoffe). Die Untersuchungen darüber gelangten aber zu widersprechenden Resultaten. Vor allem ist es die oft ausserordentlich differenzierte Organisation der Gallen, die die Wirkung von Wuchsstoffen allein unwahrscheinlich macht. Gerade die formative Wirkung der cecidogenen Reize bildet das hauptsächliche Geheimnis, das allen bisherigen Erklärungsversuchen die grössten Schwierigkeiten entgegensetzte.

Es schien angebracht, diese Tatsachen einleitend zu rekapitulieren, obwohl in der folgenden Arbeit nicht näher darauf eingegangen werden soll.

Die Biologie der Gallwespen ist in grossen Zügen gut untersucht. Insbesondere gilt dies vom Leben der Imagines. Es ist nur an den interessanten Generationswechsel zu erinnern, der durch die Arbeiten von ADLER (2), BEYERINCK (7) u. a. aufgeklärt wurde. Ebenso sind die bionomischen Verhältnisse der Imagines weitgehend bekannt.

Merkwürdigerweise ist aber die Biologie der Larven noch sehr wenig bearbeitet. Wohl findet sich in den zahlreichen Arbeiten über die Cynipiden eine Fülle von gelegentlichen Beobachtungen über das Leben der Larve. Eine einigermassen zusammenfassende Darstellung steht jedoch noch aus. Die vorliegende Arbeit soll einen Versuch darstellen, diese Lücke zu schliessen.

Die leitende Idee der Arbeit war, das Verhältnis der Gallwespenlarve zur Wirtspflanze einer näheren Betrachtung zu unterziehen. Es ist dieses Verhältnis mehrfach Gegenstand biologischer Betrachtungen gewesen. Es sei hier nur an das BECHERSche Prinzip der „fremddienlichen Zweckmässigkeit“ erinnert, aber auch an jene Ansichten, welche in der Gallbildung einen Nutzen für die Pflanze sehen. Das Studium der Larvenbiologie schien am ehesten geeignet, über die tatsächlichen Verhältnisse Aufschluss zu geben.

Ich möchte nicht verfehlen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. HANDSCHIN, der mich zu diesen Untersuchungen angeregt und sie während ihrer Ausführung mit stetem Interesse verfolgt und durch manchen guten Rat gefördert hat, auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Ferner danke ich Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN, dem Vorsteher des zool. Institutes der Universität Basel, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes.

Herrn Prof. Dr. M. GEIGER-HUBER verdanke ich die Erlaubnis, für gewisse Versuche die Gewächshäuser der botanischen Anstalt benützen zu dürfen.

II. Beobachtete Arten von Cynipidengallen.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen, beschaffte ich das Untersuchungsmaterial aus den Umgebungen von Basel und Solothurn. Fast alle Eichengallen wurden an *Quercus pedunculata* EHRH. und *Q. sessiliflora* SM. gefunden. In diesem Falle ist die Wirtspflanze nicht speziell erwähnt. Besonders aufgeführt ist jedoch *Quercus pubescens* WILLD. als Wirtspflanze. Die Gallen wurden bestimmt nach RIEDEL (63), HOUDARD (27) und KIEFFER (33).

1. *Rhodites eglanteriae* HART.. (Rosa arvensis Huds., R. eglanteria L.?). VI—X. Allschwilerwald, Oristal bei Liestal, Münchenstein.
2. *Rhodites rosae* (L.) HART. (Rosa canina L., R. arvensis Huds.). VIII—X, überwintert an der Pflanze. Sichten bei Liestal, Münchenstein, Metzerlen. Merkwürdigerweise fand ich in der Umgebung von Solothurn keine Rosengallen. *Rhodites rosarum* GIR. wurde bei Leuk (Wallis) angetroffen.
3. *Pediaspis aceris* (FOERST.) MAYR. (Stets auf Acer pseudoplatanus L.) V, einige VI—VII. Auhafen, Adlerhof (Pratteln), Büren (SO), Giebenach, Bärschwilerthal. Bevorzugt junge Bäume.
4. *Diastrophus rubi* BOUCHÉ. (Rubus sp.). VIII, IX. Wengistein bei Solothurn, Feldbrunnen. An feuchten, schattigen Standorten, in dichtlaubigem Gebüsch.
5. *Andricus ostreus* (GIR.) MAYR. (Q. sess.). IX. Wengistein.
6. *Andricus trilineatus* HART. Münchenstein, Schloss Dorneck, Wengistein. IX, X. Sehr unauffällige Galle, wahrscheinlich häufig vorkommend.
7. *Andricus testaceipes* HART. V—(VI). Allschwilerwald, Biel-Benken, Wengistein.
8. *Andricus nudus* ADL. (Q. pub.) V. Nur oberhalb Flüh in wenigen Exemplaren gefunden.
9. *Andricus curvator* HART. Ende IV—V. Die häufigste Frühjahrsgalle, kommt an jedem Waldrand vor.
10. *Andricus inflator* HART. IV—V. Allschwilerwald, Oberwil, Biel-Benken, Sichten bei Liestal, Füllinsdorf, Ruine Pfeffingen, St. Niklaus bei Solothurn, Pieterlen; an den einzelnen Standorten nicht häufig.
11. *Andricus glandulae* SCHENCK. (Q. sess.). IX. Wenige Stücke bei Münchenstein.
12. *Andricus albopunctatus* SCHLECHT. (Quercus sp.). IV—V. Allschwilerwald, Hardwald.
13. *Andricus giraudi* WACHTL. (Q. sess.) VII. Ein Exemplar, Bruderholz.
14. *Andricus seminationis* ADL. (Q. ped.) V. Massenhaft an einer Stieleiche in Solothurn.
15. *Andricus marginalis* ADL. V—VI. Allschwilerwald, Oberwil, Wengistein.
16. *Andricus quadrilineatus* HART. IV—V. Oberwil, Solothurn. Häufig 1946 und 1948, selten 1947.
17. *Andricus collaris* HART. XI. Ruine Dorneck, St. Niklaus. Leicht zu übersehen.
18. *Andricus autumnalis* HART. (Q. pub., sess.). X—XI. Ruine Dorneck, Pratteln, St. Niklaus.
19. *Andricus globuli* HART. (Q. ped., sess., pub.). IX—XI. Ruine Dorneck, Metzerlen, St. Niklaus. Im Herbst 1948 besonders häufig.
20. *Andricus fecundator* HART. VII—X. Allschwilerwald, Ruine Dorneck, Metzerlen, Sichten b. Liestal, St. Niklaus, Rüttenen.

21. *Andricus solitarius* FONSC. VII. Allschwilerwald, Ruine Dorneck, Metzerlen, Oristal, Biel-Benken, St. Niklaus, Pieterlen (dort auf Q. pub.). An den einzelnen Fundorten nicht häufig.
22. *Andricus corticis* HART. VI—VII. Hardwald, Oberwil, Oristal, Solothurn.
23. *Biorrhiza pallida* OL. V—VI. Bei Flüh und Pieterlen auf Q. pub. Die charakteristischste Frühjahrsgalle, jedoch nicht so verbreitet wie *Andr. curvator*. Einzelne Bäume oder gar ganze Bestände sind oft geradezu überladen mit den Gallen, von denen ich Stücke bis zu 8 cm Durchmesser gefunden habe. Ausgeprägter 2jähriger Zyklus: 1947 spärlich, 1946 und 1948 überall, häufig.
24. *Dryophanta longiventris* HART. (Q. ped.?). Ende VI. Nur einmal im Allschwilerwald gefunden.
25. *Dryophanta folii* L. (Q. ped.). IX. Merkwürdigerweise nur selten, im Allschwilerwald und bei Metzerlen, gefunden.
26. *Dryophanta divisa* HART. VII—IX. Eine im Spätsommer überall auftretende Art.
27. *Dryophanta disticha* HART. Biel-Benken, an Q. sess., IX. Vorjährige Gallen am Boden aufgefunden, Allschwilerwald (Zollhaus), Ruine Pfeffingen.
28. *Neuroterus tricolor* HART. (Q. sess.). VI. Allschwilerwald, Biel-Benken.
29. *Neuroterus fumipennis* HART. (Q. sess.). Metzerlen, IX, jung. St. Niklaus, III, am Boden, mit ausgebildeter Wespe.
30. *Neuroterus laeviusculus* SCHENK. IX. Allschwilerwald (dort auch III, am Boden), Biel-Benken, Münchenstein, Metzerlen.
31. *Neuroterus baccarum* L. (IV)—V. Bei Flüh und Pieterlen auf Q. pub. Weitverbreitet, an den Standorten aber nur zerstreut. Die sehr wasserhaltige Galle bevorzugt auffallenderweise warme und sonnige Standorte.
32. *Neuroterus lenticularis* OL. IX, Allschwilerwald, Biel-Benken, Münchenstein, Metzerlen, Wengistein. III, abgefallen, Allschwilerwald, St. Niklaus. Die häufigste Linsengalle.
33. *Neuroterus numismalis* OL. IX, X. Metzerlen, häufig bei Solothurn.
34. *Neuroterus albipes* SCHENK. (Q. ped.). IV, V. Allschwilerwald, Feldbrunnen, Solothurn.
35. *Neuroterus vesicator* SCHLECHT. (Q. sess.). Ende VI, nur einmal bei Biel-Benken angetroffen, Wespe bereits geschlüpft.
36. *Neuroterus schlechtendali* MAYR. (Q. ped., sess., pub.) V. Oberwil, Flüh, Wengistein.
37. *Neuroterus aprilinus* GIR. (Q. sess.). IV. St. Niklaus, Rüttenen.

Allgemein ist festzuhalten, dass die Mehrzahl der Gallwespen — sowohl nach Arten wie nach Individuen — sonnige und lichte Bestände an warmen Stellen zur Eiablage bevorzugen. Für die Bemerkung KÜSTERS (42), wonach die Cynipiden kränkliche Eichen bevorzugten, konnte ich keine Bestätigung finden.

Am ergiebigsten erwiesen sich kleine, lichte Bestände und Waldränder. Im Hochwald fanden sich unverhältnismässig wenige Gallen.

III. Material und Methodik.

Die Beschaffung des Materials war gebunden durch das stark von der Jahreszeit abhängige Auftreten der Gallen. Die

Wachstumsperiode der Gallwespenlarven ist kurz, was Versuche oft sehr erschwert. Zudem sind die Gallen in ihren jüngeren Stadien oft schwer zu finden. Bei meinen Untersuchungen berücksichtigte ich deshalb vor allem solche Arten, von denen leicht reichliches Material zu sammeln war. Als besonders günstig erwiesen sich *Biorrhiza pallida* und *Diastrophus rubi*. Beide Arten erzeugen mehrkammerige Gallen. Es stand also jeweils eine grosse Anzahl von Larven gleichzeitig zur Verfügung. Zudem ergab sich der Vorteil, dass diese Larven innerhalb enger Grenzen in ihrer Entwicklung gleich weit fortgeschritten waren. Ausser den genannten Arten untersuchte ich besonders noch die Larven von *Pediaspis aceris*, die sich an einer Stelle in der Nähe Basels besonders reichlich fanden, und mehrere andere Arten, die gerade vorhanden waren.

Die Gallen liessen sich nur während wenigen Tagen aufbewahren. Sie verloren durch Verdunstung in kurzer Zeit viel Wasser, was sich bei jüngeren Gallen auf den Zustand der Larvennahrung auswirkte. Es ist aus diesem Grunde auch nicht möglich, aus jungen Gallen die Wespen aufzuziehen. Wohl konnte der Austrocknung der Gallen durch Bestäubung mit Wasser etwas entgegengewirkt werden. Es war aber trotzdem notwendig, häufig frisches Material zu sammeln.

Im Gegensatz dazu sind ältere Gallen leicht zu halten. Auch die Aufzucht von Wespen aus solchen ist einfach. Die Wespen wurden jedoch für die Untersuchungen selten benötigt.

Die Larven wurden am besten bis zur Untersuchung in den Gallen belassen. Einige Larven, die unmittelbar zur Verwendung kamen, wurden dann jeweils in kleine Glasschalen (Petrischalen) gebracht, deren Boden mit feuchtem Filtrierpapier belegt war. Dieses musste alle paar Tage gewechselt werden, da stets die Gefahr der Verpilzung bestand. Über das Verhalten der Larven ausserhalb der Gallen wird später ausführlich die Rede sein.

Auf die Methodik der Versuche werde ich von Fall zu Fall zu sprechen kommen.

Für die Untersuchungen an Pflanzengallen arbeitete ich vornehmlich mit Handschnitten. An ihnen wurden die *mikrochemischen Reaktionen* vorgenommen. Dabei benutzte ich zum Nachweis der einzelnen Stoffe folgende Reagenzien:

Zellulose: Chlorzinkjod; konz. Schwefelsäure + Lugolsche Lösung.

Lignin: Phloroglucin + Salzsäure.

Eiweissstoffe: Eiweissreaktionen wurden stets mehrfach durchgeführt. Ich wandte dabei die Biuret-Probe an, ferner Millons Reagens, die Raspailsche Probe und die Xanthoproteinprobe. Dabei wurden immer mindestens die Biuret- und

die Xanthoproteinprobe ausgeführt. Die Raspaische Reaktion (konz. Rohrzuckerlösung + Schwefelsäure) war nicht ganz eindeutig, da sie nebst Eiweiss auch Öl anzeigt.

Stärke: Lugolsche Lösung.

Gerbstoff: Es kamen immer Kaliumbichromat- und Eisenchloridlösung zur Anwendung. Erstere kann zu Fehlschlüssen führen, da sie mit den eiweissreichen Zellen des Gallennährgewebes einen schmutzigbraunen Niederschlag ergibt. Andererseits erhält man mit Eisenchloridlösung meist unscharfe, diffuse Bilder. Besonders musste berücksichtigt werden, dass durch das Messer beim Schnitt leicht Gerbstoff verschleppt werden kann. Dies ist jedoch durch fleissiges Reinigen des Messers und durch sorgfältige Schnittführung leicht zu vermeiden.

Öl, Fettstoffe: Am einfachsten war die Färbung der Öltröpfchen mit Sudan III oder Alkannatinktur. In den Gallenschnitten ergab die Alkannatinktur oft die günstigeren Resultate, da sie die umgebenden Gewebe nicht so stark mitfärbt, wie dies bei Anwendung von Sudan III der Fall ist. Zur grösseren Sicherheit wurde immer die Löslichkeit der Fettstoffe in Äther oder Chloroform geprüft. In einigen Fällen wandte ich Verseifungsreaktionen mit Natronlauge an.

Für die Herstellung und Anwendung der Reagenzien hielt ich mich an die Vorschriften, die G. KLEIN (36) gegeben hat.

Für die Untersuchungen am Mitteldarm und an den Malpighischen Gefässen der Larven benutzte ich im wesentlichen dieselben Reagenzien, die an den Gallen angewendet worden waren. Zum Eiweissnachweis wurde die Millonsche Reaktion immer angewendet. Für den Nachweis von Fett benutzte ich dagegen Alkana-Lösung nur selten. Sudan III leistete hier bessere Dienste.

Die *Bestimmung der p_H -Werte* erfolgte mittels Indikatorlösungen, nämlich Lackmus, Neutralrot, Bromthymolblau und Kongorot. Es war dabei naturgemäss nicht möglich, ganz genaue Werte zu ermitteln. Dies wurde einerseits durch die geringen Quantitäten der zu bestimmenden Substanzen verhindert, die zudem oft selbst noch einen leichten Farbton aufwiesen. Andererseits ist der Farbvergleich unter dem Mikroskop meist nur ungenau durchzuführen. Immerhin ergaben sich brauchbare Anhaltspunkte. Auch die Acidität der Gallengewebe wurde an Handschnitten direkt auf dem Objektträger bestimmt.

Mikrotomschnitte von Gallen wurden wie folgt hergestellt: Fixiert wurde in Carnoyscher Flüssigkeit (Alkohol-Chloroform-Eisessig 6:3:1). Die Einbettung erfolgte über Xylol oder Methylbenzoat-Celloidin in Paraffin. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Delafield und Benzopurpurin oder Orange G. Weniger gute Resultate ergab die Färbung mit Hämatoxylin nach Heidenhain. Die Schnittdicke betrug 8–12.

Larven-Schnittpräparate wurden in folgender Weise hergestellt: Fixiert wurde in dem Gemisch nach Carnoy, das auf 50° C erwärmt und dann direkt über die Larven gegossen wurde. Damit konnte ein Schrumpfen grossenteils vermieden werden. Erst dann — jedoch noch vor dem Erkalten der Flüssigkeit — wurden die Larven mit einer feinen Nadel angestochen. Das Anstechen oder Aufschlitzen der Tiere vor der Fixierung bewährte sich nicht, weil dann starke Deformationen und Verzerrungen im Körper auftraten.

Nach 15—20 Minuten dauernder Fixierung wurden die Larven in mehrmals gewechseltem Alkohol abs. ausgewaschen. Letzterem wurde immer etwas Eosin beigelegt. Die Tiere wurden dadurch angefärbt, was besonders für das Einbetten in Paraffin ein grosser Vorteil war.

Als Zwischenmedium verwendete ich Chloroform, worin auch das Paraffin gelöst wurde. Die Ergebnisse damit waren weit günstiger als mit Methylbenzoat-Celloidin. Zudem liess sich mit Chloroform rascher arbeiten. Die Einwirkung der Alkohol-Chloroformgemische und des Chloroforms beanspruchte nur je 15 Min.; etwas länger, aber nie über 30 Min., wurden die Larven dann in den Chloroform-Paraffin-Gemischen belassen. Im reinen Paraffin verblieben sie 40—60 Min.

Schwierigkeiten verursachte das Einbetten der geringen Grösse der Objekte wegen. Es war oft fast unmöglich, diese genau zu orientieren.

Am besten gelangen die Schnitte mit Paraffin vom Schmelzpunkt 57°, dem 10—15 % Bienenwachs zugesetzt war.

Als die beste Färbung erwies sich jene mit Hämatoxylin-Delafield und Pikroindigokarmin oder Benzopurpurin. Bei Anwendung von Hämatoxylin-Heidenhain war die Differenzierung schwierig, da die Schnitte sehr verschiedene Elemente enthalten. Einheitlich deutliche Bilder waren kaum zu erhalten.

Messungen der Larvenlänge konnten nicht einfach vom Kopf bis zum After in gerader Linie vorgenommen werden, da die meisten Larven ventral stark eingekrümmt sind. Ich habe deshalb die Länge in einem Winkel entlang der Körperachse gemessen, was brauchbar genaue Werte ergab.

IV. Der Abbau des Gallennährgewebes.

1. Übersicht über den Bau der Cynipidengallen (Abb. 1).

Die Anatomie der Cynipidengallen war schon mehrfach Gegenstand eingehender Untersuchungen. Besonders die Arbeiten von LACAZE-DUTHIERS (45), FOCKEU (24), PRILLIEUX (61) und BEYERINCK (7) gehen auf die Anatomie der Gallen ein.

Die Cynipidengallen zeigen in ihrem Bau viel Gemeinsames. Mit wenigen Abweichungen erscheint stets dieselbe Reihenfolge der Gewebe. Das Zentrum der Galle bildet die Larvenkammer. Sie wird immer umgrenzt von einem Gewebe dünnwandiger, nährstoffreicher Zellen, die der Larve zum Frasse dienen. Diese

sogenannte Nährschicht („couche alimentaire“) ist bei den einzelnen Arten ungleich dick. Bei Gallen mit grosser Larvenkammer (*aceris*, *globuli*) wird sie in der Regel von 5—6 Zellschichten gebildet, bei Gallen mit kleiner Larvenkammer (*pallida*, *albopunctatus*, *ostreus* u. a.) umfasst sie 12—15 Zellschichten.

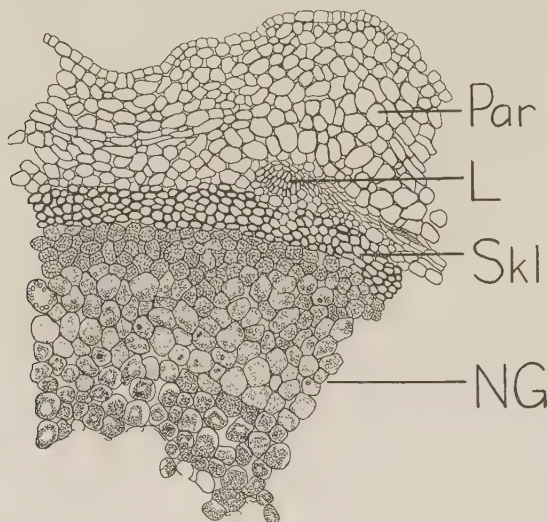


Abb. 1. *Andricus albopunctatus* SCHLECHTD. Galle, quer.

NG Nährgewebe, Skl Sklerenchymschicht, Par Parenchymschicht, L Leitbündel.

An die Nährschicht schliesst sich nach aussen eine Schicht sklerenchymatischer Zellen an, die von vielen, namentlich älteren Autoren als „Schutzschicht“ („couche protectrice“) bezeichnet wird. Diese Bezeichnung ist indes fragwürdig¹⁾. Die Sklerenchymschicht umfasst gewöhnlich etwa 2—6 Zellschichten; meist ist die Zahl etwas variierend. Sie bildet eine solide Schale um Larvenkammer und Nährgewebe herum. Sie ist immer kugelig oder oval. Ihre Zellen sind stets verholzt. — Nährschicht und Sklerenchymschicht zusammen werden oft als „Innengalle“ bezeichnet, im Gegensatz zum Parenchym, das die Aussengalle

¹⁾ Die Sklerenchymschicht bietet, wie durch zahlreiche Beobachtungen belegt ist, keinen wirksamen Schutz gegen die Parasitierung durch Schlupfwespen. Ebenso wenig bildet sie einen Schutz gegen die Austrocknung der Galle, wie dies COSENS (21) annimmt. Wir sehen die Funktion der Sklerenchymschicht vor allem darin, als stützendes Organ die Form des Nährgewebes und der Larvenkammer aufrecht zu erhalten.

bildet. Mit wenigen Ausnahmen ist die Innengalle bei allen Cynipidengallen gleich ausgebildet. Einzig bei einigen schnellwachsenden Frühlingsgallen fehlt die Sklerenchymschicht (*baccarum*, *albipes*, *aprilinus*).

Ausserhalb der Sklerenchymzone folgt die Parenchym-schicht. Ihre anatomischen Verhältnisse ändern von Art zu Art. In ihr finden sich die Gefässbündel, die wiederum fast jede Art in spezieller Anordnung zeigt. Die Parenchymschicht schliesst nach aussen mit einer Rindenzone ab, die auf eine einzige Schicht von Epidermiszellen beschränkt sein kann. Das Gallenparenchym als Ganzes ist von Art zu Art verschieden geformt. Es bildet die Grundlage für die vielfältige Gestalt der Gallen, die seit jeher ein besonderes Interesse beanspruchte. Von der einfachen Stengelaufschwellung zum deutlich abgesetzten, fast selbständigen Körper, von der streng kugeligen Galle zum dünnen, flachen Gebilde, von der gänzlich kahlen zur filzig behaarten Galle kommen alle möglichen Gestalten vor.

Besonders auffallend ist die Gesetzmässigkeit in der Aufeinanderfolge der Schichten. Abgesehen von wenigen Ausnahmen, von denen einige erwähnt wurden, folgen sich stets Nährschicht, Sklerenchymzone und Parenchym, konzentrisch von innen nach aussen angeordnet. Diese konzentrische Schichtung zeigt sich auch in der Anordnung von gewissen chemischen Bestandteilen der Galle. Bei Gallen, die Chlorophyll enthalten, findet sich dieses nur im Parenchym. Gerbstoff ist ebenfalls nur im Parenchym vorhanden, selten noch in den äussersten Zellschichten der Sklerenchymzone, niemals aber in den inneren Sklerenchymzellen und im Nährgewebe. In der Rindenzone sind die Gerbstoffe oft in braunen Stoffen, den Phlobaphenen, kondensiert. Auch die roten Farbstoffe einiger Gallen sollen genetisch mit den Gerbstoffen im Zusammenhang stehen (NIERENSTEIN (55)). Stärke ist vor allem in der Nährschicht vorhanden, in geringerem Masse nur im Sklerenchym und Parenchym, dort besonders in den Leitbündeln. Öl ist in den zentralen Schichten des Nährgewebes konzentriert.

Dieser immer wiederkehrende konzentrische Bau legt die Vermutung nahe, dass in der Galle enzymatische Prozesse eine grosse Rolle spielen. Mit Rücksicht auf die zentrale Lage der Gallwespenlarve kann man annehmen, dass diese auf die erwähnten Prozesse einen Einfluss ausübe. Es sollen nun einige Untersuchungen beschrieben werden, welche geeignet erscheinen, diese Vermutungen zu bestätigen.

2. Die Entwicklung der Gallen und der Beginn des Larvenfrasses.

Es möge vorerst die Entwicklung der Gallen kurz dargestellt sein. Besonders die Arbeiten von BEYERINCK (7), WEIDEL (78), COSENS (21) und MAGNUS (47) haben darüber einigen Aufschluss gebracht, wobei allerdings noch verschiedene Lücken und Widersprüche bestehen.

Die Gallwespe legt ihre Eier in junge Blätter, Knospen, an Vegetationspunkte, usw. Das abgelegte Ei scheint das Pflanzengewebe noch nicht zur Gallenbildung anregen zu können. Dazu ist erst die Larve imstande. Auch bedarf es dazu einer Verwundung des Pflanzengewebes, die wohl meist durch die Mandibeln der ausschlüpfenden Larve verursacht wird. Erst dann können die gallbildenden Einflüsse wirksam werden. In der unmittelbaren Umgebung der Larve werden nun die Pflanzenzellen zerstört, aufgelöst, und in die sich bildende Höhlung wandert die Larve ein. Um die Höhlung herum aber bildet sich durch zahlreiche Zellteilungen ein Meristem, in dem die Larve völlig eingeschlossen ist. In diesem „Gallplastem“ (BEYERINCK (7) ist noch keine Differenzierung der Zellen nachzuweisen. Erst im Verlaufe seines Wachstums erfolgt die Differenzierung in Nährgewebe, Sklerenchym und Parenchym.

Die Nährschicht der jungen Galle ist gesondert in ein inneres, primäres und ein äusseres, sekundäres Nährgewebe. Das primäre Nährgewebe umfasst die innersten zwei bis drei Zellschichten. Seine Zellen sind etwas grösser als diejenigen des sekundären Nährgewebes. Bei der *Numismalis*-Galle z. B. haben sie einen Durchmesser von 15–20 μ , jene des sekundären Gewebes messen 10–12 μ . Die entsprechenden Zahlen für die *Albopunctatus*-Galle sind 35–40, bzw. 25 μ . Die Zellwände des primären Gewebes sind dünner und zarter, die Kerne etwas grösser. Die Zellen enthalten sehr viel Saft und reichlich Eiweiss, in geringer Menge ist auch Öl vorhanden.

Das sekundäre Nährgewebe schliesst sich ohne Übergang an das primäre an. Es besteht aus rundlichen Zellen. Diese enthalten bei jungen Gallen noch keine Einschlüsse, während des Gallenwachstums aber werden sie mit Stärkekörnern ausgefüllt, oft geradezu vollgestopft. Der Kern ist deshalb nur selten sichtbar. Eiweiss ist nur in geringer Menge, Öl kaum nachzuweisen.

Obwohl die Larve ständig mit dem Gallplastem in Berührung ist, beginnt sie mit dem Frasse frühestens dann, wenn das primäre Nährgewebe fertig ausgebildet ist. Dies bedingt für die Larve eine gewisse Ruhezeit vom Moment, da sie aus dem Ei

schlüpft, bis zu dem Zeitpunkt, da im Gallplastem das primäre Nährgewebe ausgebildet ist. Während dieser Ruhezeit ernährt sich die Larve noch vom eigenen Dotter, der zu dieser Zeit in den caudalen Segmenten noch sichtbar ist. Die Dauer der Ruhezeit kann sehr verschieden sein. Bei der *Baccarum*-Galle beträgt sie wohl höchstens einige Tage. BEYERINCK fand für die *Hieracii*-Larve 15 Tage, für die *Palida*-Larve bis zu drei Wochen.

Der Beginn des Larvenfrasses fällt nicht mit dem Ende der Gallenentwicklung zusammen. Das primäre Nährgewebe kann fertig ausgebildet sein, wenn die äusseren Schichten des sekundären Gewebes und die Sklerenchymzone noch kaum differenziert sind. Das Auswachsen der Galle erfolgt erst in der Zeit, da die Larve das primäre Nährgewebe konsumiert.

Die sogenannten Linsengallen sind besonders zu besprechen. Diese kleinen Gallen erscheinen Anfang August an den Blättern der Eiche. Sie fallen Ende September zu Boden. Bis zu diesem Zeitpunkt sind sie flache Gebilde. Durch Aufnahme von Wasser aus dem Boden schwellen sie jedoch beträchtlich an, in einzelnen Fällen bis zu kugelförmiger Gestalt. — Das primäre Nährgewebe wird sehr früh ausgebildet; an *Lenticularis*-Gallen konnte ich es Mitte August bereits beobachten, an *Numismalis*-Gallen schon am 10. August. Das sekundäre Nährgewebe aber weist Ende September noch keine Stärke auf. Diese findet sich vielmehr massenhaft im Parenchym, ist also peripher gelagert. Sie wandert erst in das sekundäre Gewebe ein, wenn die Galle am Boden liegt und anschwillt. Erst dann beginnt auch der Frass der Larve. Im Falle der Linsengallen erstreckt sich also die Ruheperiode der Larve über eine besonders lange Zeit.

Das Anschwellen der Linsengallen am Boden, wie auch die Wanderung der Stärke, hat besonders WEIDEL (78) bearbeitet.

3. Der Abbau des Nährgewebes durch die Larve.

Zunächst frisst die Larve den saft- und plasmareichen Inhalt der primären Nährzellen. Wahrscheinlich liefert diese eiweiss-haltige Nahrung vor allem Aufbaustoffe für die wachsende Larve.

Dem weiteren Abbau der Nährschicht durch die Larve gehen nun einige bedeutsame Veränderungen im Chemismus der Zellen voraus. Ich lege der folgenden Darstellung die Verhältnisse zugrunde, die ich bei der Galle von *Andricus albopunctatus* SCHLECHTD. angetroffen habe. Das sekundäre Nährgewebe dieser Galle umfasst etwa 12—15 Zellschichten, was uns erlaubt, an

einem Präparat alle Phänomene nebeneinander zu studieren (Abb. 2).

Das sekundäre Nährgewebe wird gebildet durch dünnwandige Zellen, deren Durchmesser etwa $25\ \mu$ beträgt. Sie sind mit Stärkekörnern völlig angefüllt. Die Reaktion der Zellen ist deutlich sauer, der p_H -Wert beträgt etwa 5,5. Interzellularräume finden sich kaum.

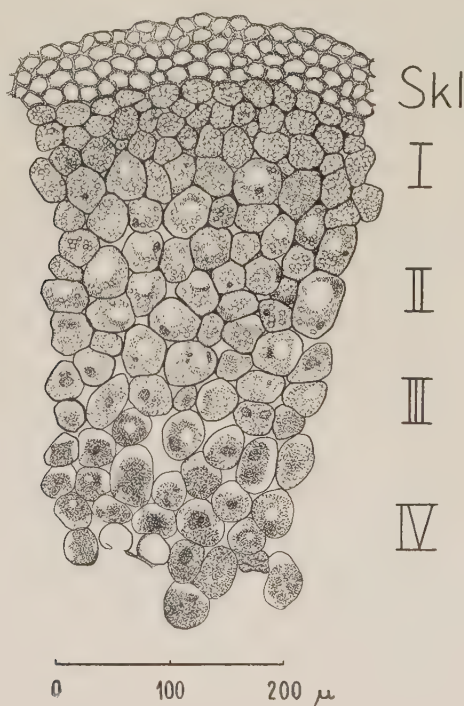


Abb. 2. *Andricus albopunctatus* SCHLECHTD. Galle, quer.

Umwandlung des Nährgewebes. I Stärkeführende Zellen; II Auflösung der Stärkekörner, Dehnung der Zellen; III Stärkekörner verschwunden, (Bildung von Öl); IV Umwandlung des Plasmas, Vergrößerung der Kerne. Skl Sklerenchymschicht.

Die erste Veränderung dieses Zustandes tritt auf, während die Larve die primäre Nährschicht anfrisst. Die Stärkekörner zeigen eine leichte Quellung. Im fixierten Präparat werden ihre Umrisse undeutlicher. Die Jodstärkereaktion tritt jedoch noch unverändert ein.

Etwas später verschwinden die Stärkekörner ganz, ohne dass indes irgendwelche Korrosionserscheinungen sichtbar wä-

ren. Auch die Jodstärkereaktion tritt nun nicht mehr ein. Im fixierten und gefärbten Präparat werden durch das Verschwinden der vorher dichtgepackten Stärkekörner die Zellkerne erst jetzt deutlich sichtbar. Die Auflösung der Stärke erfolgt in ein und derselben Zelle nicht auf einmal, sondern in einer längeren Zeitdauer. Es sind also auch Zellen vorhanden, die noch mehr oder weniger Stärkekörner enthalten. In seltenen Fällen beobachtet man deren leere Hüllen. — Der Kern ist unverändert, sein Durchmesser beträgt 8—10 μ . Die Reaktion der Zellen ist immer noch schwach sauer. — In diesem Stadium nun treten die ersten, vorerst noch kleinen Öltröpfchen auf. Meist lassen sich in derselben Zelle die ersten Öltröpfchen neben wenigen noch kaum veränderten Stärkekörnern nachweisen. Hier treten auch die ersten Vakuolen auf. Ferner ist hinzuweisen auf die auffallende Vergrösserung der Zellen, die deutlich auf eine Dehnung der Membranen zurückzuführen ist, welche sehr dünn und zart werden.

Das nächstfolgende Stadium ist durch das völlige Verschwinden der Stärkekörner gekennzeichnet. An ihre Stelle sind Öltröpfchen in grosser Zahl getreten. Wir müssen also annehmen, dass die Stärke in Öl umgewandelt wurde. — Die anfänglich noch kleinen Vakuolen der Zellen vergrössern sich. Das Plasma ist feinkörnig, es färbt sich jedoch nicht sehr stark. Die Kerne sind leicht vergrössert, ihr Chromatin erscheint in Flocken zerstreut. Die Nukleolen sind deutlich sichtbar. Die Reaktion der Zelle ist neutral.

Schliesslich zeigen die Zellen der Nährschicht folgendes Bild: Durch die starke Dehnung der Zellwände erscheinen die Zellen blasig. Sie haben einen Durchmesser bis zu 50 μ . Es sind viele Interzellularen vorhanden. Besonders auffallend ist der stark aufgetriebene Kern, der eine Grösse von 20 μ annehmen kann. Seine Form ist oft unregelmässig, das Chromatin ist meist regellos zerstreut. Das Plasma färbt sich mit Kernfarbstoffen zum Teil sehr intensiv. Es erscheint vielfach grobkörnig und inhomogen. Im frischen Präparat enthält es kleine Eiweisschollen. Es scheint also gegenüber dem ursprünglichen Zustand beträchtlich umgewandelt zu sein. Ob sich die Eiweissubstanzen vermehrt haben, oder ob sie lediglich durch Bindung von Wasser voluminöser erscheinen, ist nicht sicher zu sagen. Sie sind indes deutlich flüssiger geworden. Zusammen mit der Bildung grosser Vakuolen bedeutet dies, dass der früher halbfeste oder zähflüssige Zustand des Zellinhaltes in einen flüssigen übergegangen ist. — Öl ist reichlich vorhanden, oft in Form grosser Tropfen. Die

Zellen reagieren nun deutlich alkalisch, ihr p_H -Wert liegt bei 7,5 bis 8.

Es scheint also, dass die Zellen in dieser letzten Phase der Umwandlung die stärkste Veränderung erlitten haben. Sie haben sich in gewissem Masse den primären Nährzellen angeglichen. Es muss jedoch betont werden, dass das primäre Nährgewebe direkt, ohne den Umweg über stärkehaltige Zellen mitzumachen, entsteht.

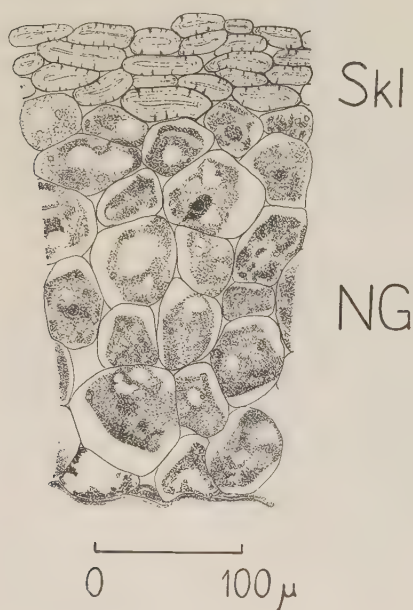


Abb. 3. *Andricus albopunctatus* SCHLECHTD. Galle, quer. Späteres Stadium: Innere Zellen des Nährgewebes verbraucht, Umwandlung der Nährzellen bis zur Sklerenchymschicht Skl fortgeschritten. NG Nährgewebe.

Diese umgewandelten Zellen der Nährschicht stehen nun der Larve zur Verfügung. Die Stadien der Umwandlung verschieben sich in der Masse von innen nach aussen, als der Frass der Larve fortschreitet. Es ist also möglich, wie oben erwähnt, in einer Galle mit dickem Nährgewebe alle Stadien gleichzeitig zu sehen. Die peripheren Schichten des Gewebes sind dabei am wenigsten verändert. Die gesamte Umwandlungszone, von der leichten Quellung der Stärkekörner bis zu den zentral gelegenen eigentlichen Nahrungszellen umfasst bei der hier beschriebenen Galle von *Andricus albopunctatus* etwa 10 Zellschichten (Abb. 3).

Bei Gallen mit grosser Larvenkammer und entsprechend dünnem Nährgewebe geht die Umwandlung langsamer vor sich. Es sind davon gleichzeitig oft nur 2—3 Zellschichten erfasst. Stets aber schreitet die Umwandlung konzentrisch fort.

Ältere Gallen, deren Nährschicht schon zum grossen Teile verbraucht ist, weisen entsprechend nur noch Öl und Eiweiss auf. Die wenigen noch verbleibenden Schichten enthalten nur noch an der Peripherie vereinzelte Stärkekörner.

Nur selten frisst die Larve das ganze Nährgewebe. Gänzlich ausgefressene Gallen finden sich kaum. Meist bleiben 2—3 Zellschichten übrig (Abb. 4). In diesen findet sich fast ausnahmslos Öl in ziemlicher Menge, bisweilen peripher noch einzelne Stärkekörner. Auch ist die Eiweisssreaktion in diesen Zellen durchwegs stärker ausgeprägt, als es zu Beginn des Larvenfrasses der Fall ist. Stets zeigen sie auch eine deutlich alkalische Reaktion, die in Einzelfällen bis zu einem p_H -Wert von ca. 8,5 gehen kann. Die Zellen vertrocknen rasch, wie die ganze Galle zur Zeit der Verpuppung der Larve.

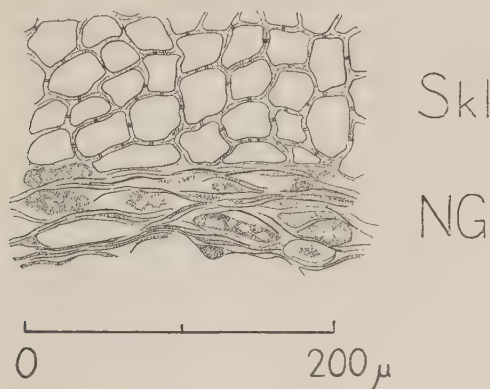


Abb. 4. *Diastrophus rubi* BOUCHÉ. Galle, quer.

Nährgewebe nach Beendigung des Larvenfrasses: Zellen kollabiert, zum Teil noch mit Plasma. Skl Sklerenchymschicht, NG Nährgewebe.

Im allgemeinen trägt die Larve das Nährgewebe sehr regelmässig, sozusagen Schicht um Schicht ab. Nur selten frisst sie an einer Stelle eine Vertiefung. In deren Umgebung schreitet dann der Umwandlungsprozess deutlich rascher gegen die Peripherie fort. Ich habe in keinem Fall beobachten können, dass die Larve sich bis zu stärkeführenden Schichten durchgefressen hätte. Die normale Larve frisst keine Stärke.

Ich habe den Umwandlungsprozess so beschrieben, wie er bei der Galle von *Andricus albopunctatus* SCHLECHTD. abläuft. Daneben wurden noch folgende Gallen untersucht:

- Biorrhiza pallida* OLIV.
- Pediaspis aceris* FÖRST.
- Neuroterus numismalis* OLIV.
- Andricus fecundator* HTG.
- Andricus globuli* HTG.

Andricus ostreus GIR.
Andricus quadrilineatus HTG.
Rhodites eglanteriae HTG.
Diastrophus rubi BOUCHÉ.

In allen diesen Gallen entsprachen die Verhältnisse den oben beschriebenen. Von einigen Gallen standen mir nur ältere Exemplare zur Verfügung, nämlich von *Dryophanta divisa* HTG., *Neuroterus lenticularis* OLIV., *Andricus curvator* HTG., *Andricus marginalis* ADL. und *Neuroterus albipes* SCHENCK. Auch in diesen fanden sich indes keine Abweichungen.

Die p_H -Werte wurden besonders an Gallen von *pallida*, *rubi*, *fecundator* und *globuli* untersucht. Mikrotomschnitte stellte ich her durch Gallen von *albopunctatus*, *divisa*, *rubi* und *numismalis*.

Zusammenfassend können wir die Umwandlung des sekundären Nährgewebes wie folgt darstellen:

	Anfangszustand	Endzustand
<i>Zelldurchmesser</i>	ca. 25 μ	bis 50 μ
<i>Zellinhalt</i>	halbfest	flüssig
<i>Membranen</i>	derber	dünn, zart
<i>Kerndurchmesser</i>	8—10 μ	15—20 μ
<i>Plasma</i>	durch Kernfarbstoffe nicht färbbar	nimmt Kernfarbstoffe an
<i>Zelleinschlüsse</i>	Stärke	Öl
<i>Zellinhalt</i>	sauer	alkalisch

4. Der Einfluss der Larve auf den Umwandlungsprozess.

Die dargestellten Verhältnisse lassen es als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass die Larve auf den Chemismus des Nährgewebes einen Einfluss ausübt, und zwar im Sinne einer Steuerung oder mindestens Auslösung jener Prozesse, die schliesslich zur Umwandlung der Zellen führen. Diese Annahme wird gestützt durch die Untersuchung von Gallen, deren Larven in ihrem normalen Wachstum gestört sind.

Viele Gallen werden durch Schlupfwespen parasitiert. Diese legen ihre Eier in die Larvenkammer, wo sie bald von der Gallwespenlarve berührt werden. Die klebrigen Eier haften dann fest am Körper an. Die Parasitenlarve bleibt in der Regel ausserhalb des Wirtskörpers. Sie scheint den Wirt auszusaugen. Man findet denn auch in den Gallen alle möglichen Stadien der Parasitie-

rung: Wespenlarven, die ein Ei am Körper tragen; solche mit einer jungen, eng angeschmiegtten Parasitenlarve; mehr oder weniger geschrumpfte Wirtslarven, die oft immer noch am Nährgewebe fressen, und endlich fast ausgesogene Häute. Im Inneren der Wespenlarve sich entwickelnde Parasiten habe ich nur höchst selten bemerkt.

Ich habe besonders die Gallen von *pallida* und *fecundator* auf ihre Parasiten hin untersucht. Naturgemäss sind jene Gallen, deren Larven erst vor kurzer Zeit angegriffen wurden, noch nicht abnorm. Auch macht es einen Unterschied, ob die Parasitenlarve rasch wichtige Organe des Wirtskörpers angreift oder ob sie lange Zeit nur aus dem grossen Fettkörper sich ernährt. Das Nährgewebe parasitierter Gallen zeigt daher sehr unterschiedliche Bilder, vom völlig normal verlaufenden Umwandlungsprozess bis zu sehr stark abweichenden Verhältnissen.

Die wichtigste Abweichung besteht darin, dass die Umwandlung von Stärke in Öl sistiert wird, was besonders deutlich zum Ausdruck kommt, wenn die parasitierte Larve zwar stark reduziert ist, aber doch noch einige Zeit fressen kann. Man findet dann oft stärkeführende Zellen in den innersten noch vorhandenen Schichten, während nur sehr wenig Öl vorhanden ist. Gallen, deren Larven in nicht allzufrüher Jugend angegriffen und getötet wurden, wachsen meist noch bis zur Reife heran (vgl. auch VORMS-RAVILLARD (75)), ihre Nährschicht aber, die natürlich nicht abgebaut wird, enthält immer Stärke in grosser Menge und nur wenig Öl. Sie vertrocknet schliesslich, ohne dass sich dieses Verhältnis ändern würde. Eine andere Abweichung vom normalen Vorgang, die weniger häufig vorkommt, zeigt sich an den innersten Zellen, die schon völlig umgewandelt sind. Sie enthalten zwar viel Öl, das Eiweiss aber ist nicht in kleinen Schollen verteilt, sondern in groben Flocken ausgefällt.

Einige parasitierte Gallen, besonders solche der *Fecundator*-Wespe, wiesen eine starke Störung der ausgeprägt konzentrischen Anordnung im Nährgewebe auf. Grosse Inseln stärkeführender Zellen fanden sich bis zum inneren Rand des Nährgewebes, während an anderen Stellen Zellen mit Öltröpfchen bis fast an die Peripherie reichten. Endlich muss erwähnt werden, dass bei vielen parasitierten Gallen auch die innersten Nährzellen klein sind. Die Membranen sind derber. Sie haben sich also kaum gedehnt.

Aus diesen Beispielen geht hervor, dass der normale Ablauf des Umwandlungsprozesses gestört sein kann, wenn die Cynipidenlarve nicht voll funktionsfähig ist. Die Parasitenlarve übt

offenbar keinen Einfluss auf das Gewebe aus. Dies bestätigt sich durch weitere Beobachtungen.

Einige Gallen, besonders die *Pallida*-Gallen und jene von *Rhodites rosae* L. werden durch die phytophagen Larven von Blattwespen angegriffen. Diese haben es im allgemeinen nicht auf die Cynipidenlarven abgesehen. Sie ernähren sich hauptsächlich vom Parenchym und Nährschicht. Mit Vorliebe fressen sie die Larvenkammern aus, wobei allerdings oft die Gallwespenlarven mit verzehrt werden. In einigen Fällen konnte ich nun deutlich feststellen, dass das Nährgewebe durch den Frass der Blattwespenlarve nicht die geringste Veränderung im chemischen Aufbau erfährt. Einmal konnte ich eine Larvenkammer untersuchen (*pallida*), in die eine kleine Parasitenlarve eingedrungen war, um sie gleich darauf wieder zu verlassen. In der Wand der Innengalle fanden sich entsprechend zwei Löcher. Das übrige Nährgewebe war unversehrt. Selbst in der unmittelbaren Nähe der Löcher war nicht der geringste Einfluss der Parasitenlarve nachzuweisen.

Der Vergleich zwischen den Vorgängen in der normalen, unparasitierten Larvenkammer und jenen bei Parasitierung führt uns zum Schluss, dass die Gallwespenlarve auf die Nährschicht stark einwirkt. Sie beherrscht den Umwandlungsvorgang, durch den ihr die Nährstoffe mundgerecht gemacht werden. Auf welche Weise sie diesen Vorgang steuern kann, wird indessen durch die vorliegenden Resultate nicht geklärt. Es lässt sich lediglich vermuten, dass es sich hier um Wirkungen enzymatischer Natur handelt. Ob die Larve imstande ist, „Umwandlungsenzyme“ auszuschcheiden, oder ob sie Enzyme, die im Nährgewebe bereits vorhanden sind, aktivieren kann, ist ungewiss.

Es ist diese Frage nach der Enzymwirkung von Cynipidenlarven schon mehrfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Man hatte dabei allerdings die Ursachen der Gallbildung überhaupt im Auge. Die amerikanischen Autoren COSENS (21) und KOSTOFF & KENDALL (38) zogen aus der Tatsache, dass die Stärke im zentralen Nährgewebe fehlt, den Schluss, sie müsse durch Enzyme umgewandelt sein. Zum Beweis wiesen sie auf folgende Experimente hin: Gallwespenlarven (COSENS) oder stärkefreies (zentrales) Nährgewebe (KOSTOFF & KENDALL) wurde mit destilliertem Wasser extrahiert, dann während 20 oder mehr Stunden bei 50° C mit einer Suspension von Maisstärke belassen. Mit Fehlingscher Lösung konnte daraufhin Glukose nachgewiesen werden. Kontrollversuche mit Stärke allein

ergaben keinen Zucker. Ich habe diese Experimente wiederholt und dieselben Resultate erhalten.

Auch MAGNUS konnte durch ähnliche Versuche nachweisen, dass die Larve Diastase produziert und dass solche bereits im Ei vorhanden ist.

Diese Autoren ziehen nun den Schluss, dass auch in der Galle die Larve Diastase ausscheide und die Stärke in Zucker umwandle. Ich kann mich dieser Ansicht nur bedingt anschliessen. Ich habe alle oben aufgezählten Gallen, alte und junge, speziell auf das Vorhandensein von Zucker untersucht. Ich benutzte dabei 3 Reagenzien: Fehlingsche Lösung, Kupfertartrat mit Natronlauge, welches Reagens nach TUNMANN (72) für Zucker empfindlicher sein soll, und drittens Phenylhydrazin in essig-saurer Lösung. Ich habe nie eine eindeutige Zuckerreaktion erhalten. In einem einzigen Falle ergab sich mit Kupfertartrat ein undeutlicher roter Niederschlag. In allen anderen Fällen erfolgte keine Reaktion. Die Reagenzien wurden stets auf ihre Wirksamkeit geprüft an stark verdünnten Glukoselösungen und an Schnitten von Äpfeln. Eine mögliche Fehlerquelle beim Zuckernachweis in Gallen besteht darin, dass bereits kleine Mengen von Gerbstoff, der durch den Schnitt mit dem Messer verschleppt werden kann, mit Fehlingscher Lösung und mit Kupfertartrat einen roten Niederschlag hervorrufen.

Wahrscheinlich kommt also Traubenzucker höchstens als Zwischenprodukt bei der Umwandlung von Stärke in Öl in Frage. Nun haben zwar COSENS (21) und MAGNUS Öl im Nährgewebe gefunden, erwähnen aber nicht, dass es mit der Stärke im Zusammenhang stehen könnte. KOSTOFF & KENDALL (38) aber führen das Vorkommen von Öl überhaupt nicht an. Die oben zitierten Versuche können daher wohl nur so interpretiert werden, dass Gallwespen- bzw. Gewebeextrakt zwar imstande sind, Stärke zu hydrolysieren. Ob indes diese Wirkung auch in der Galle vorliegt, steht nicht fest. Die Alternation von Stärke und Öl ist dagegen derart deutlich, dass genetische Beziehungen zwischen beiden als sicher angenommen werden können.

Sicherlich ist die Umwandlung des Nährgewebes ein derart komplexer Vorgang, dass man nicht bloss einzelne Enzyme dafür verantwortlich machen kann. Die Umwandlung des Nährgewebes, aber auch die Gallenentwicklung selbst scheinen auf die Mitwirkung von Mikroorganismen hinzuweisen. Eine entsprechende Angabe findet sich wiederum bei KOSTOFF & KENDALL. Diese haben bei der Untersuchung amerikanischer Cynipidengallen (*Amphibolips confluens* u. a.) zwischen der Larve und der Kam-

merwand eine gallertartige Masse („a jellylike mass“) gefunden, in welcher sich Mikroorganismen befinden sollen.

Ich muss hier zunächst bemerken, dass ich bei keiner einzigen von den untersuchten mitteleuropäischen Gallen eine solche gallertartige Masse gefunden habe, wenn ich von den jüngsten Stadien der Gallenbildung absehe. Um über die Frage der Mitwirkung von Mikroorganismen Gewissheit zu erhalten, habe ich sowohl Querschnitte durch Pflanzengallen als auch Ausstriche von Nährgewebe und Abstriche von Larven besonders auf das Vorhandensein von Bakterien untersucht. Ich wandte dabei die Gramsche Methode der Bakterienfärbung an, ferner die Färbung mit Methylenblau nach KUEHNE, welche speziell zur Färbung von Bakterien im Schnitt und im Gewebe dient. Es gelang jedoch in keinem Falle, Mikroorganismen nachzuweisen. Dieser Befund deckt sich mit einer Bemerkung von KÜSTER (42): „Larven von *Rhodites rosarum* und *Rh. eglanteriae*, die ich ihren allseits geschlossenen Gallen entnahm und über die erstarrte Oberfläche geeigneter Nährgelatine spazieren liess, hinterliessen keinerlei Mikroorganismen.“

Es führten übrigens auch Untersuchungen der Larven, insbesondere von Darm und Fettkörper, auf symbiontische Bakterien zu keinem positiven Ergebnis.

Wir halten also daran fest, dass die Umwandlung des Nährgewebes auf einen Einfluss der Larve zurückzuführen ist. Die Natur dieses Einflusses kann als enzymatisch angenommen werden. Sein Mechanismus indes ist ungeklärt. Die weiteren Vermutungen der zitierten Autoren, dass auch bei der Gallenbildung Enzyme beteiligt seien, sind zwar sehr wahrscheinlich, aber im übrigen noch durch nichts belegt. Was die eigentliche Ursache der Gallenbildung anbetrifft, so ist man, wie in der Einleitung dargelegt, noch völlig im unklaren.

5. Zellmembranen und Gerbstoffe.

Es ist in diesem Zusammenhang noch auf einige weitere Punkte hinzuweisen. Einmal soll der Abbau der Zellmembranen kurz gestreift werden, welche Frage besonders MAGNUS (47) behandelt. — Wie ich später eingehend darstellen werde, frisst die Gallwespenlarve nicht ganze Zellen des Nährgewebes. Sie saugt vielmehr die einzelnen Zellen aus. Die Zellwände, die aus Zellulose bestehen, bleiben übrig. Ausgehend von der zu Beginn der Gallbildung beobachteten Auflösung von Zellen, durch die im Pflanzengewebe eine Höhlung gebildet wird, nimmt nun MAGNUS

an, dass auch die Membranen des Nährgewebes im Verlaufe des Larvenfrasses „aufgelöst“ würden. Sie seien nämlich später nicht mehr festzustellen. Dies ist jedenfalls nicht völlig der Fall. Bei stärkerer Vergrösserung und genügender Beleuchtung kann man in jedem Stadium des Larvenfrasses beobachten, dass die Wand der Larvenkammer von vielen leeren, zusammengefallenen Häuten, die teilweise vertrocknet sind, besetzt ist. Querschnitte unterstützen diese Beobachtung. Namentlich in alten Gallen, deren Nährgewebe fast völlig verbraucht ist, finden sich solche Häute in Menge, so dass die Wand dort ein feinfaseriges Aussehen hat (cf. Abb. 4). Dort ist die Larvenkammer oft geradezu abgeschlossen durch eine dicke Schicht von Membranen. Da die Mandibeln der Larven zu dieser Zeit sehr kräftig ausgebildet sind, können sie trotzdem noch die darunterliegenden Zellen anbeissen und aussaugen. Bringt man die Häute mit Schwefelsäure zur Quellung, so kann man am Schnitt ihre grosse Zahl besonders deutlich feststellen.

Immerhin ist es natürlich schwierig, nachzuweisen, ob alle Membranen noch vorhanden sind. Es ist deshalb möglich, dass die ersten feinen Häute, z. B. des primären Nährgewebes, aufgelöst werden. Für sicher möchte ich aber auch dies nicht annehmen.

Es sei ferner hingewiesen auf den in Gallen so auffallend reichlich vorhandenen Gerbstoff. In den in Frage stehenden Cynipidengallen kommen nur Gallotannine vor. Bei der offiziellen Aleppo-Galle erreicht der Gerbstoffgehalt über 60% des Trockengewichtes der Galle. Bei den mitteleuropäischen Gallen dürfte er um 15—20% herum liegen (KOCII (37)). Welche Bedeutung der Gerbstoff für die Galle hat, ist noch völlig unbekannt. Die Schutzfunktion, die namentlich von Autoren des letzten Jahrhunderts geltend gemacht wird, kann kaum ernsthaft ins Gewicht fallen. Im Leben der Larve scheint aber, wie dies bereits KÜSTENMACHER (41) ausdrückt, der Gerbstoff keine wesentliche Rolle zu spielen. Dies erhellt schon daraus, dass das Nährgewebe stets frei von Gerbstoff ist. Dieser kommt höchstens noch in den äussersten Lagen der Sklerenchymzone vor, niemals aber weiter innen. Der Hauptsitz ist das Parenchym. Ob die Larve imstande ist, den Gerbstoff gewissermassen von sich abzuwehren, ist unsicher. Versuche, die ich zur Abklärung dieser Frage in vitro unternahm, ergaben kein eindeutiges Resultat. Immerhin ist auffallend, dass in sehr frühen Stadien der Gallbildung die innere Grenze des Gerbstoffes unscharf und wechselnd ist. Er scheint dort bis weit

in das spätere Nährgewebe hineinzureichen. Wenigstens habe ich diese Verhältnisse bei fecundator-Gallen angetroffen. Durch sorgfältige Schnittführung und durch Reinigung des Messers nach jedem Schnitt wurde ein Verschleppen des Gerbstoffes ausgeschlossen. Daraus darf indes noch nicht auf das Vorhandensein einer Tannase geschlossen werden.

* * *

Die biologische Bedeutung der beschriebenen Umwandlung des Nährgewebes wird erst in Verbindung mit dem Larvenleben, insbesondere mit der Nahrungsaufnahme der Larve, zu umreißen sein. Vorläufig ist indes festzuhalten, dass die Gallwespenlarve nicht nur bei der Bildung der Galle, sondern auch später noch imstande ist, auf die Pflanze tiefgreifend einzuwirken.

V. Übersicht über den Bau der Cynipidenlarven.

1. Anatomie des Larvenkörpers.

Die ersten Beschreibungen von Gallwespenlarven gaben RÉAUMUR und SCHENCK (68). Aber erst KIEFFER (32) befasste sich eingehender mit der Morphologie.

Die mikroskopische Anatomie der Larven wurde in mehreren Arbeiten behandelt. BERLESE (6) untersuchte den Fettkörper und machte einige allgemeine Angaben. ROESSIG (65) beschrieb Speicheldrüsen, Malpighische Gefässe, Enddarm und Oenocyten. BULLRICH (18) bearbeitete den Darmkanal. Leider enthält seine Arbeit keine Abbildungen¹⁾.

Im folgenden wird nun versucht, eine zusammenfassende Darstellung der Morphologie und Anatomie der Cynipidenlarven zu geben. Für die histologischen Verhältnisse sei hingegen auf die oben genannten Arbeiten verwiesen.

a) *Gestalt der Gallwespenlarven* (z. T. nach KIEFFER (32)).

Der Larvenkörper ist unterteilt in Kopf und 12 Segmente. Die 3 vordersten Segmente (Thorax) sind stets grösser als die folgenden (Abdomen). Caudal verjüngt sich der Körper mehr

¹⁾ BULLRICH stellte in Aussicht, dass eine entsprechende Arbeit mit Abbildungen in einer wissenschaftlichen Zeitschrift erscheinen werde. Dies war jedoch, soweit ich feststellen konnte, nicht der Fall.

oder weniger stark, während der Kopf meist nur wenig kleiner ist als das 1. Segment. Der Körper ist immer ventral eingekrümmt. Dies gibt namentlich den jüngeren Larven eine mehr oder weniger kommaförmige Gestalt. Die ventrale Einkrümmung kann so stark sein, dass das letzte Körpersegment den Kopf oder das 1. Segment berührt (Abb. 5).

In der Gestalt der Larven bestehen indes beträchtliche Unterschiede. Die meisten Larven sind, besonders in älteren Stadien, gekrümmt walzenförmig (Abb. 6), was ihnen ein überaus plum-

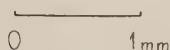


Abb. 5.

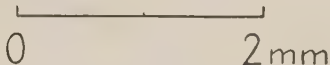
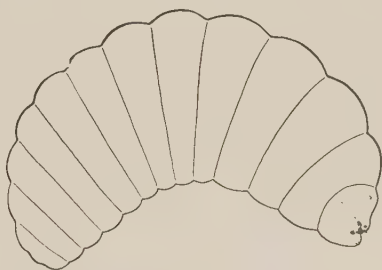


Abb. 6.

Abb. 5. *Biorrhiza pallida* OL. Junge Larven.

Links lateral, rechts ventral. Segmente 1—3 besonders gross, die übrigen kleiner.

Abb. 6. *Biorrhiza pallida* OL. Alte Larve.

Dicker, gedrungener Larventypus.

pes Aussehen gibt. Das Verhältnis von Länge zu Dicke beträgt bei einigen alten Larven (z. B. *marginalis*) nahezu 2:1. Im Gegensatz dazu besitzen die Larven von *Pediaspis aceris* zeitlebens eine elegante, gekrümmt spindelförmige Gestalt (Abb. 7). Die letzten Segmente verjüngen sich beträchtlich, so dass das caudale Körperteil fast spitz zuläuft. Auch gegen den Kopf hin beobachtet man eine Grössenabnahme. Der Kopf selbst ist auffallend klein. Es ist nun interessant, festzustellen, dass der plumpe Larventypus eher in Gallen mit kleiner Larvenkammer lebt, während die schlanken Formen, zu denen auch etwa die Larven von *Rhodites eglanteriae*, und, bereits weniger ausgeprägt, jene von *Andricus globuli* gehören, sich in grossen Larvenkammern finden, wo neben der Larve noch ein grosser freier Raum sich befindet.

Der Chitinpanzer ist überall dünn und weich. Einzig am Kopf ist er etwas verdickt. Die Haut ist stets unbehaart. KIEFFER bemerkt, dass sich auf jedem Segment 10 Papillen befänden. Die von ihm beschriebene Art (*Andricus sieboldi* HART.) stand mir nicht zur Verfügung; ich habe jedoch an keiner

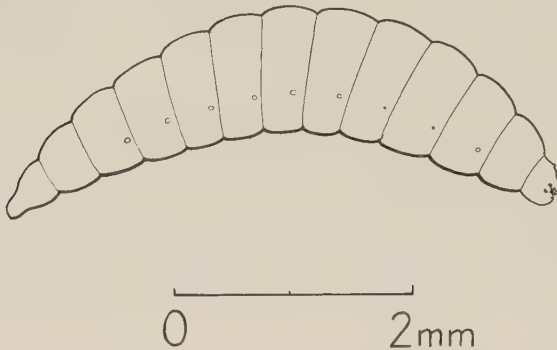


Abb. 7. *Pediaspis aceris* (FOERST.) MAYR. Alte Larve.
Schlanker Larventypus.

untersuchten Larve solche Papillen finden können. Der ganze Körper ist weiss oder gelblichweiss. Nur an den Mandibeln und an deren Gelenken ist das Chitin von brauner Farbe.

Die Larven sind vollständig apod. Da sie jedoch eine gut ausgebildete Kopfkapsel besitzen, können sie nicht eigentlich als Maden bezeichnet werden.

b) *Das Tracheensystem* (Abb. 8).

Das Tracheensystem ist gut entwickelt. Auf jeder Seite des Körpers verläuft ein Tracheenstamm; beide sind im 1. Segment knapp hinter dem Kopf sowie im 10. Segment durch quer durch den Körper führende Stämme verbunden. An den Körperseiten münden 9 Paar Stigmen im 2. bis 10. Segment. Diejenigen des 3. und 4. Segmentes sind sehr klein, alle übrigen grösser, von konischer Gestalt, unbedeckt. Die Stigmen sind durch kurze Tracheenäste mit den Längsstämmen verbunden, welche je im caudalen Teil des vorhergehenden Segmentes abzweigen. Vom rostralen Querstamm führt jederseits ein blind endender Tracheenast eine kurze Strecke seitlich am Cerebralganglion vorbei. Im caudalen Querstamm entspringen ebenfalls 2 Äste, die indes

kaum über die Grenzen des 10. Segmentes hinausreichen. Diese Verhältnisse wurden von SCHENCK (68), BEYERINCK (7), KIEFFER (32) u. a. beobachtet. Es ist nicht recht ersichtlich, wie BULLRICH (18) später bei der Larve von *Andricus fecundatrix* Stigmen im 2.—7., 9. und 11. Segment gefunden haben will.

c) Der Darmtraktus (Abb. 9).

Die Mundhöhle ist verhältnismässig geräumig. Ihr Dach wird durch die Oberlippe, der Boden durch die Unterlippe, gebildet, während die Mandibeln sie seitlich begrenzen.

Die Mundhöhle geht über in den nach oben gekrümmten Pharynx. An ihn schliesst sich der langgestreckte Oesophagus an. Er endet in einem ringförmigen Wulst, der in den Mitteldarm vorspringt. Im ganzen Vorderdarm findet sich keine eigentliche Ringmuskulatur.

Der Mitteldarm ist wie bei den meisten Hymenopterenlarven blind geschlossen. Er ist bei weitem der umfangreichste Darmabschnitt, doch variiert seine Ausdehnung stark mit dem Alter. Sein Epithel besteht aus grossen, gleichmässig gebauten Zellen, die meist stark vakuolisiert sind. Die Muscularis ist schwach entwickelt (BULLRICH).

Der Enddarm schliesst als ein dünnes Rohr an den Mitteldarm. Er zieht sich, mehr oder weniger gewunden, zum caudalen Körperende hin. Vor dem Anus erweitert er sich zu einer sogenannten „Harnblase“.

Die Speicheldrüsen liegen als Säckchen in der vorderen Körperhälfte zu beiden Seiten des Mitteldarmes. Ihre Ausführungsgänge vereinigen sich vor dem Unterschlundganglion; der unpaare gemeinsame Ausführungsgang mündet auf der Unterlippe.

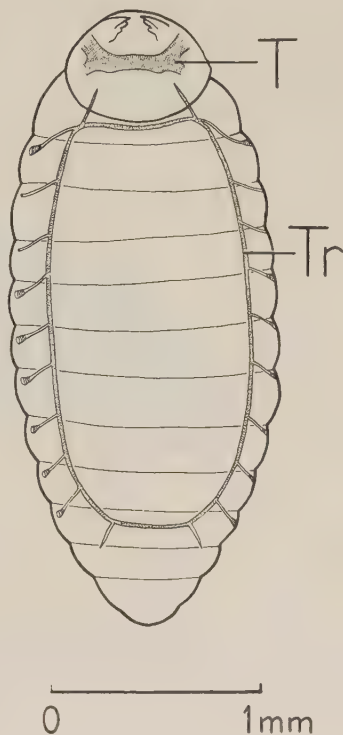


Abb. 8. *Diastrophus rubi* BOUCHÉ.
Larve, Tracheensystem.
Tr Tracheen, T Tentorium.

Die beiden Malpighischen Gefässe münden unmittelbar hinter dem Mitteldarm in den Enddarm. Sie bilden unverhältnismässig grosse Schläuche, die sich auf den Seiten des Mitteldarmes nach vorn erstrecken, wobei sie die Speicheldrüsen erreichen können. Bisweilen sind sie gewunden und liegen dann meist etwas caudal vom Mitteldarm. BERLESE (6) nimmt auf ihre auffallende Grösse Bezug, wenn er schreibt: „Non ho veduto in altre larve malpighiani così grossi.“

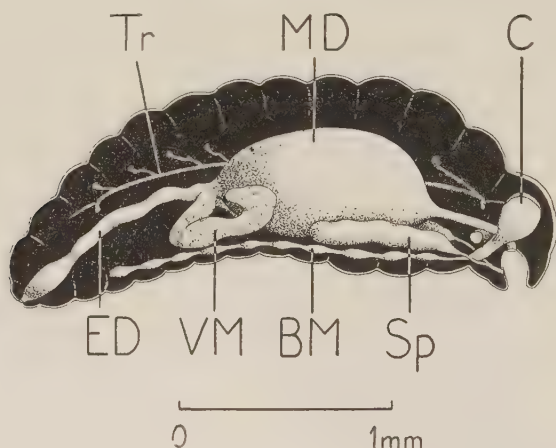


Abb. 9. *Diastrophus rubi* BOUCHÉ. Larve. Organisation, halbschematisch.
C Cerebralganglion, BM Bauchmark, Sp Speicheldrüsen, MD Mitteldarm,
VM Malpighische Gefässe, ED Enddarm, Tr Tracheensystem.

Sowohl die Speicheldrüsen wie die Malpighischen Gefässe sind aus wenigen grossen Zellen zusammengesetzt, die sich im Schnittpräparat oft kaum unterscheiden lassen. Ihre Form wie auch ihr Verhalten gegen Farbstoffe ist auffallend ähnlich.

d) *Das Nervensystem.*

Im Kopf fällt das grosse, paarig gebaute Cerebralganglion auf. Es entsendet nach vorn einige Nerven, welche die Sinnespapillen auf der Stirn und an den Lippen versorgen. Die Kommissuren zum Unterschlundganglion umschliessen den Pharynx. Dieses Ganglion selbst ist unpaar; es setzt sich fort in das ebenfalls unpaare Bauchmark, welches das 10. Segment erreicht. In ihm lassen sich 10 Ganglien unterscheiden, die gegenüber dem verbindenden Strang nur wenig verdickt sind. Das letzte Gan-

gion im 10. Segment ist etwas grösser als die vorhergehenden. Es entsendet jederseits 4 Nervenfasern, die sich in die beiden caudalen Segmente erstrecken. Nur auf dem Schnittbild sind die ursprünglichen Ganglienpaare zu unterscheiden.

e) Die Körpermuskulatur.

Die Muskulatur des Körpers folgt der Körperwand. Längsmuskeln sind über den ganzen Querschnitt, mit Ausnahme einer kleinen Zone an der Ventralseite, verteilt. Diagonal liegende Muskelstränge sind auf die Seiten des Körpers beschränkt. Eine Ringmuskulatur ist nur sehr schwach entwickelt.

2. Die Organisation des Kopfes.

Der Kopf als Träger der kompliziert gebauten Apparatur zur Nahrungsaufnahme verdient besondere Beachtung. Der Chitinpanzer der Kopfkapsel ist verstärkt. Der Kopf ragt wenig vor und kann mehr oder weniger in das erste Segment zurückgezogen werden. Auf der Stirn erheben sich zwei flache, runde Höcker, die in der Mitte eine kleine Papille tragen. Diese sind wohl als gering ausgebildete Antennen zu betrachten (Abb. 10). Hinter den Mandibeln bemerkt man eine Verdickung der Kopfwand, die sich wie eine Spange seitlich zum hinteren Rand des Kopfes zieht. An der hinteren Grenze der Kopfkapsel verläuft ventral vom Vorderdarm ein Chitinbalken quer durch den Kopf: das Tentorium. Es biegt an den Seiten ventral um und erreicht die Kopfwand beim Ansatz der Unterlippe. Ein schwächerer Teil gelangt in leicht dorsaler Richtung ebenfalls an die seitliche Wand des Kopfes. Der Querschnitt des Tentorium ist rund oder queroval und deutlich geschichtet. Bisweilen ist es hohl (Abb. 8, 12).

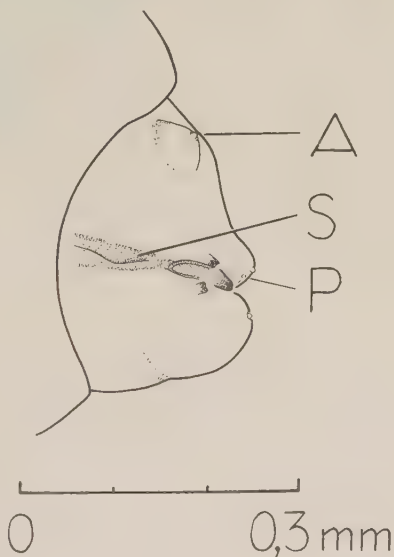


Abb. 10. *Biorrhiza pallida* OL.
Alte Larve, Kopf. A Antenne, S seitliche
Spange, P Mundpapillen.

Die weichen häutigen Lippen tragen Papillen. Über ihre Nerven wurde schon gesprochen; ihre Funktion wird in einem nächsten Abschnitt behandelt werden.

Mundöffnung und Mandibeln können prognath nach vorn gerichtet sein (*Pediaspis aceris*, *Biorrhiza pallida*); bei der Mehrzahl der Larven sind sie jedoch hypognath (*Diastrophus rubi* usw.).

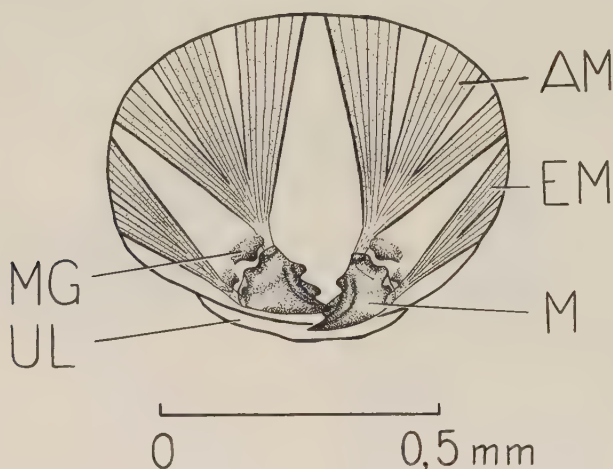


Abb. 11. *Diastrophus rubi* BOUCHÉ. Larve. Mandibularapparat.
UL Unterlippe, M Mandibel, AM Adductor mandibulae, EM Extensor mandibulae,
MG Mandibelgelenke.

Die Lippen sind durch dünne Muskelstränge beweglich (Abb. 12). Von der Stirnfläche her ziehen zwei Muskeln zum distalen Rand der Oberlippe. Sie liegen median und gehen nach oben leicht V-förmig auseinander. In die Unterlippe reichen 3 Muskelpaare: ein mittleres zum distalen Rand, ein mehr lateral gelegenes, das an die Unterseite der Mundhöhle zieht, und endlich an den Seiten je ein kürzerer Muskel, der an den lateralen Rand der Lippe gelangt (in Abb. 12 nicht eingezeichnet). Alle diese Unterlippenmuskeln setzen mit ihrem proximalen Ende am Tentorium an.

Die die Mundhöhle flankierenden Mandibeln sind kräftig ausgebildet (Abb. 11). Sie haben die Form eines Dreiecks. Sie weisen nebst der scharfen Spitze 2—3 Zähne auf, die bei einigen Arten jedoch fehlen (*aceris*, *pallida*). Ihre Spitze ist, wie auch die Gelenkflächen, braun gefärbt. Das Gelenk wird durch 2 basale Höcker der Mandibeln sowie durch 2 Chitinwülste der er-

wähnten seitlichen Spangen gebildet. Die Kiefer werden durch zwei Muskeln bewegt, von denen der Adduktor besonders mächtig ausgebildet ist. Er setzt an der inneren Ecke der Mandibelsbasis mit einer Sehne an, um dann fächerartig ausstrahlend seitlich und dorsal an die vordere Wand der Kopfkapsel zu ziehen. Der Extensor setzt ebenfalls als Sehne an der äusseren, lateralen Ecke der Mandibeln an, und inseriert seitlich an der Kopfwand.

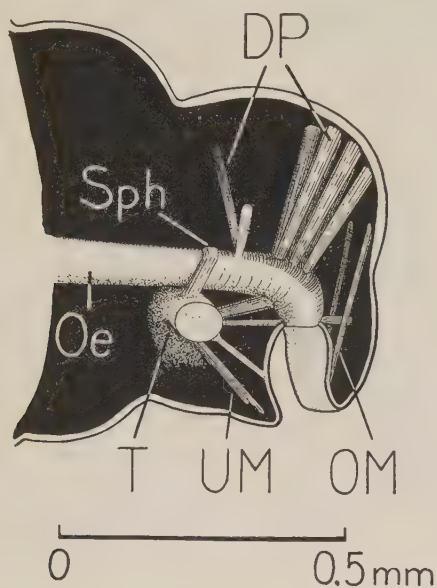


Abb. 12. *Diastrophus rubi* BOUCHÉ. Larve., Organisation des Kopfes.
Oe Oesophagus, OM Oberlippenmuskulatur, UM Unterlippenmuskulatur,
T Tentorium, DP Dilatatoren des Pharynx, Sph Sphincter des Pharynx.

Besonders reich ist die den Pharynx versorgende Muskulatur entwickelt. An seine Öffnung gegen die Mundhöhle setzt dorsal und ventral je ein unpaarer, medianer Muskel an. Der dorsale erreicht zwischen den Oberlippenmuskeln hindurch die Kopfwand, der ventrale gelangt an das Tentorium (Abb. 12).

An der Stirnwand inserieren 3 paarige Dilatatoren des Pharynx. Sie greifen zwischen den beiden Gehirnganglien durch, durchbrechen das Pharynxepithel und setzen an der Intima des Pharynx an. Caudal davon, knapp vor dem Sphincter, bemerken wir zwei weitere Dilatatoren. Sie ziehen unmittelbar hinter dem Cerebralganglion schräg an die seitliche Wand des Kopfes.

Ein kräftiger unpaarer Muskel greift vom Tentorium ventral an den Pharynx. Letzterer wird caudal begrenzt durch den eigenartigen Sphincter, der, vom Tentorium entspringend, den Pharynx umfaßt. Der Pharynx selbst zeigt im Querschnitt ein sichelförmiges Lumen (Abb. 13). Eigentliche Ringmuskulatur findet

sich nicht; dagegen erstreckt sich dorsal eine starke Transversalmuskulatur, die seitlich um die Falten der Intima herumgreift. Sie ist an den Durchtrittsstellen der Pharynxdilatoren unterbrochen.

Diese ganze Apparatur steht im Dienste der Nahrungsaufnahme. Wie diese sich im einzelnen abspielt, wird später eingehend dargestellt sein.

So vielfältig diese Apparatur auch erscheint, wird man doch nicht ausser acht lassen dürfen, dass sie im Vergleich mit den Fressorganen anderer Insektenlarven stark vereinfacht ist. Besonders die äusseren Mundteile sind beträchtlich reduziert.

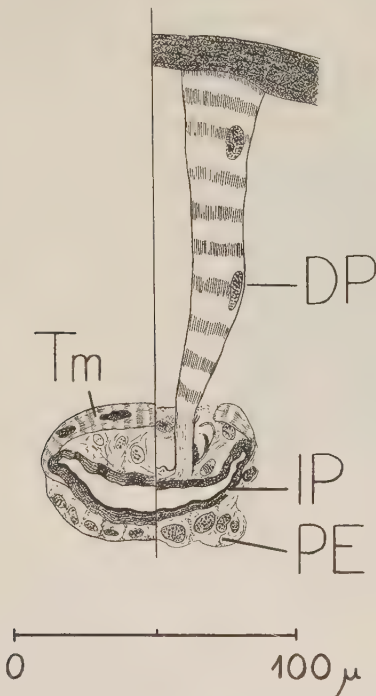


Abb. 13. *Diastrophus rubi* BOUCHÉ.
Larve, Pharynx quer. Rechts mit,
links ohne Dilator. DP Dilator
des Pharynx, IP Intima des Pharynx,
PE Pharynxepithel,
Tm Transversalmuskulatur.

3. Das Wachstum der Cynipidenlarven.

Die frisch geschlüpften Cynipidenlarven sind sehr klein. Ihre Grösse beträgt, nach verschiedenen Autoren, ca. 3–400 μ . Fast immer sind die caudalen Segmente schwächtiger als die

vorderen. Die hintere Körperregion ist dadurch stark verschieden von der vorderen (Abb. 5).

Nach und nach wachsen die Larven bis zu einer Grösse von 3 mm und mehr. Nur wenige Bewohner von sehr kleinen Gallen (*Neuroterus albipes*, *Andricus trilineatus*) erreichen dieses Mass nicht. Die ventrale Einkrümmung ist bei alten Larven nicht mehr so ausgeprägt, sie ist aber stets vorhanden. — Die Puppen haben

eine schlankere Gestalt als die Larven, entsprechen ihnen jedoch in der Länge.

Das Wachstum der Larven ist besonders im Vergleich zum Gallenwachstum interessant. Bevor nämlich das Wachstum der Larve in seiner ganzen Intensität einsetzt, erreicht die Galle nahezu ihre volle Grösse. Die erste derartige Beobachtung geht auf BEYERINCK (7) zurück (an *Cynips kollari* HART.); ROESSIG (65) hat für die Art *Dryophanta divisa* genauere Zahlen ermittelt, die hier für andere Arten ergänzt seien.

	rubi	quadri- lineatus	albo- punctatus	curvator	aceris	divisa (nach ROESSIG)
Galle er- scheint . .	Juni	April	Anf. Mai ?	Ende Apr.	April-Mai	Mitte Juni
Larven- grösse mm .	0,4	0,4–0,5	?	0,4	0,5–0,6	0,5
Galle ausge- wachsen . .	Anf. Juli	Mai	Mitte Mai	Mai	Mai–Juni	Juli–Aug.
Larven- grösse mm .	0,8	1,2–1,5	1,2	0,8	1,2	0,8
Larve vor Verpuppung	Anf. Okt.	Juli–Okt.	Aug.	Ende Mai	Anf. Juli	Aug.
Larven- grösse mm .	3,5	3–3,5	3,5–4	3	3,5–5	3–4
(Wespe). . .	April	April	Frühling	Juni	Juli	Ende Aug.

ROESSIG führt dazu aus: „Das alles erklärt sich einfach unter der Annahme, dass während der ersten Entwicklungsperiode der grösste Teil der aufgenommenen Nahrung nicht dem Aufbau des Larvenkörpers zustatten kommt, sondern durch die Körperorgane in flüssige Stoffe umgesetzt eben jenes Sekret bildet, das den Reiz zur Gallenbildung liefert.“

Zu dieser Erklärung hat sich schon MAGNUS (47) skeptisch geäußert. Die auffallende zeitliche Verschiebung zwischen Larven- und Gallenwachstum berechtigt wohl nur zu der Annahme, dass der „gallbildende Reiz“ in einem sehr frühen Larvenstadium auf die Pflanze wirkt. Wenn es sich bei diesem Reiz, wofür alle bisherigen Beobachtungen sprechen, um eine von der Larve aus-

gehende Wirkung handelt, so ist jene offenbar nur in frühester Jugend imstande, Gallen zu erzeugen. Auf diese Tatsache weist auch der Umstand hin, dass das Abtöten der Larve nur dann einen Einfluss auf das Gallenwachstum hat, wenn es sehr frühzeitig geschieht. Die erwachsene Galle wird durch Entfernung oder Tod der Larve kaum mehr beeinflusst. Weitere Folgerungen müssen mit grösster Zurückhaltung aufgenommen werden, bis über die Ätiologie der Gallen genaueres bekannt ist.

Das beschriebene Phänomen ist einer einfacheren Erklärung zugänglich, die schon BEYERINCK (7) angedeutet hat. Die Divergenz im Wachstum von Larve und Galle steht mit der früher erwähnten Ruheperiode der Larve in engem Zusammenhang. Sie hat ihre Ursache vor allem darin, dass die Nahrungsaufnahme und damit das Wachstum der Larve in ihrer ganzen Intensität erst dann einsetzen können, wenn die Nahrung in der für das Tier geeigneten Form und in ausreichender Quantität vorhanden ist.

Bildung und Wachstum der Galle sind nun aber komplizierte Prozesse; die Bildung und Differenzierung der Gewebe erfolgt zeitlich nicht streng gesondert, sondern wohl stets mehr oder weniger gleichzeitig. Daraus ergibt sich ohne weiteres, dass die Gallbildung im gesamten weit fortgeschritten sein kann, bevor die Larvennahrung in genügender Quantität zur Verfügung steht.

Die Nahrungsaufnahme wird eingestellt, wenn das Nährgewebe ganz oder zum grössten Teil verbraucht ist. Dieser Zeitpunkt fällt aber nicht etwa mit der Verpuppung zusammen. Vielmehr lebt die Larve noch einige Zeit in der von Nährgewebe entblösten Larvenkammer. Während dieser Zeit wird die aufgenommene und im Darm aufgespeicherte Nahrung fast völlig resorbiert. Diese Erscheinung leitet nun über zur Betrachtung der Proportion zwischen Körper- und Darmvolumen während der Larvenperiode (Abb. 14).

In der jungen Larve nimmt der Darm nur einen kleinen Teil des Körpers ein. Mit zunehmender Grösse aber ändert das Verhältnis in der Weise, dass der Darm fast die ganze Körperhöhle beansprucht und alle übrigen Organe an die Körperwand gepresst werden. Der Fettkörper ist zu dieser Zeit noch klein; nur caudal sind grössere Fettzellen vorhanden.

Am Ende der Fressperiode ist jedoch das Darmvolumen bereits etwas zurückgegangen. Dieses Stadium veranschaulicht Abb. 14 C. Auch der schematische Längsschnitt durch die Larve von *Diastrophus rubi* (Abb. 9) entspricht ungefähr diesem Zu-

stand. — Vor der Verpuppung endlich bildet der Darm nur noch einen dünnen Schlauch mit wenig Inhalt. Der grösste Teil des Körpers wird durch den mächtig entwickelten Fettkörper eingenommen.



Abb. 14. *Biorrhiza pallida* OL. Larve, 3 Altersstadien.
Schematische Darstellung des Mitteldarmes MD.

Zum Verständnis des folgenden Abschnittes war es notwendig, diese Verhältnisse eingehend zu schildern. Die meisten im folgenden beschriebenen Versuche wurden an Pallida-Larven von 1,2—1,8 mm Länge vorgenommen, an Tieren also, die die maximale Ausdehnung des Darmes noch nicht erreicht haben und die noch mitten in der Fressperiode stehen.

VI. Nahrungsaufnahme und Verdauung.

1. Die Nahrungsaufnahme.

In der Literatur findet man nur unvollständige, zum Teil sich widersprechende Angaben darüber, wie die Gallwespenlarven ihre Nahrung aufnehmen. BEYERINCK (7) glaubt, dass sich die Larve durch Endosmose ernähre, wenigstens solange sie noch klein ist. MAGNUS (47) sagt darüber: „Ob bei der Zerstörung der Zellen der Nährschicht der Kiefernapparat mitwirkt, ist schwer zu sagen.“ Schon vorher jedoch haben ROESSIG (65) und BULLRICH (18) die Mitwirkung der Mandibeln festgestellt. Beide nehmen an, dass die Larve mit Hilfe der Kiefer die Zellen des Nährgewebes losreisst. Sehr bestimmt drückt sich dagegen COSENS (21) aus: „There does not seem to be the slightest possibility of doubt that the larva withdraws the contents from the cells... without destroying the walls, and that in consequence the cells surrounding the larva gradually collapse.“ Auf die Frage, wie sich die Larve den Zellinhalt einverleibt, geht er aber nicht ein. Die meisten Autoren sagen aus, dass sich in der Galle keine Frassspuren nachweisen lassen. MAGNUS und der oben zitierte COSENS haben auf Mikrotomschnitten durch die Galle kollabierte Zellen ohne Inhalt gesehen.

Ich habe mich bemüht, durch eingehende Beobachtung und durch Vergleiche mit der Anatomie der Larve diese Frage abzuklären. Es ist in vielen Fällen möglich, in frisch geöffneten Larvenkammern in der unmittelbaren Umgebung der Larve solche zusammengesunkene Zellhäute zu sehen. Am besten eignet sich dazu eine binokulare Lupe in Verbindung mit stark seitlicher Beleuchtung. Auf dieselbe Weise ist es möglich, den Vorgang der Nahrungsaufnahme weitgehend zu verfolgen. Die Larve beisst mit ihren spitzen Mandibeln die inneren Zellschichten des Nährgewebes an. Letztere entleeren sich ihres hohen Turgors wegen sehr rasch. Den austretenden Saft saugt die Larve dann durch pumpende Bewegungen des Pharynx auf. Die Schluckbewegungen sind äusserlich zu erkennen an einer raschen seitlichen Ausweitung des Kopfes und des 1. Segmentes; dazu wird der Kopf etwas zurückgezogen. Streut man ein wenig Karminpulver auf das Nährgewebe, unmittelbar vor die Lippen der Larve, dann kann man alsbald verfolgen, wie die Karmin enthaltende Nährflüssigkeit in kleinen Portionen den Pharynx passiert und im Oesophagus verschwindet. Das Anbeissen der Zellen und der Pumpakt sind miteinander koordiniert. Durch Vergleich von

Anatomie und Beobachtung kann man den ganzen Vorgang schematisch darstellen. Schon BULLRICH hat dies versucht, seine Darstellung ist jedoch unvollständig geblieben.

Wir wählen als Ausgangspunkt den Zustand, in dem die Mandibeln in geöffneter Stellung sich befinden. Gleichzeitig sind die Lippenmuskeln kontrahiert, die Lippen also zurückgezogen, so dass die Kiefer etwas darüber hinausragen. Es ist ihnen so der Weg freigemacht zum Anbeissen von Zellen. Die Dilatatoren des Pharynx sind erschlafft, seine Transversalmuskeln kontrahiert, so dass er fast völlig geschlossen ist. Es entspricht dies dem sichelförmigen Lumen, das auf allen Querschnitten erscheint (vgl. Abb. 13).

Darauf kontrahieren sich die Adduktoren der Mandibeln; diese können neue Zellen anbeissen. Gleichzeitig erschlaffen die Lippenmuskeln. Als deren Antagonist wirkt wahrscheinlich der sich erhöhende Druck, der durch die Ausdehnung des Pharynx entsteht. Die Lippen treten dadurch nach vorn. Sie bilden ein kurzes, weiches Rohr, das an den Seiten etwas offen ist. Durch dieses Rohr fliesst der Saft der Nährzellen in den Pharynx, dessen Mündung durch die beiden sagittalen Muskeln geöffnet wird.

Die Pumpentätigkeit des Pharynx setzt gleichzeitig mit dem Schliessen der Mandibeln ein: Die Dilatatoren ziehen sich zusammen, die Transversalmuskeln erschlaffen. Das bisher sichelförmige Lumen wird dadurch oval oder rund. Diesem Vorgang entspricht äusserlich die erwähnte seitliche Ausweitung des Kopfes. Der Weitertransport der Flüssigkeit im Pharynx erfolgt wahrscheinlich so, dass die hintereinander angeordneten Dilatatoren nicht gleichzeitig, sondern von vorn nach hinten nacheinander erschlaffen. Entsprechend kontrahieren sich die Transversalmuskeln wieder, wodurch das Lumen des Pharynx wieder seine sichelförmige Gestalt annimmt. Es verengt sich also ebenfalls von vorn nach hinten. Synchron mit diesen Bewegungen arbeitet der am caudalen Ende des Pharynx gelegene Sphincter.

Noch während der Flüssigkeitstropfen den Pharynx passiert, nehmen Mandibeln und Lippen wieder ihre Ausgangslage an. Der Fressakt der Cynipidenlarven erscheint also als ein recht komplizierter Vorgang. Beiss- und Saugtätigkeit sind eng koordiniert. Bei Larven, die ohne Nahrung in Glasschalen liegen, kann man bisweilen Mandibelbewegungen ohne Pharynxkontraktionen beobachten. Schluckbewegungen ohne Mandibelbewegungen habe ich indes nie gesehen.

Die meisten untersuchten Larven führten in der Minute etwa 60 Fressbewegungen aus. In einigen Fällen, namentlich bei kleinen Larven, beobachtete ich über 80. Es werden dabei nicht jedesmal neue Zellen angebissen. Bei frischen, turgeszenten Gallen ist dies nur etwa bei jeder vierten Bewegung der Fall. Die übrigen dienen nur zur Aufnahme des Saftes. Dies erklärt sich dadurch, dass im Bereich der Kiefer stets mehrere Zellen liegen. Im Verhältnis zur Grösse der Mundteile ist so immer eine relativ grosse Saftmenge vorhanden. Das Rostrum der Larve taucht ständig in die Nährflüssigkeit ein. Bei Gallen, die bereits etwas ausgetrocknet sind, was im Laboratorium häufig vorkommt, reisst der Saftstrom oft ab. Man kann dann gut beobachten, wie kleine Luftblasen im Oesophagus verschwinden, die sich entsprechend im Mitteldarm wieder vorfinden.

An dieser Stelle ist ein kurzer Hinweis am Platze über die Funktion der Speicheldrüsen. Deren Ausführgang mündet auf der Unterlippe. ROESSIG hat beobachtet, dass bei Mandibelpbewegungen hie und da ein feiner, kurzer Strahl von Flüssigkeit aus dem Munde hervortritt. Er hält die Flüssigkeit für Speichel und nimmt an, dieser werde der Nahrung beim Passieren der Unterlippe zugesetzt. Wenn ich auch nie diesen feinen Strahl wahrgenommen habe, kann ich mich doch ROESSIGS Ansicht anschliessen. Bei Larven, die längere Zeit in einer Glasschale gelegen haben, kann man oft einige Schluckbewegungen hervorrufen, wenn man sie mit einer Nadel am Munde berührt. Dabei sieht man häufig ein feines Tröpfchen einer klaren Flüssigkeit auf der Unterlippe auftreten. Es ist zu vermuten, dass es sich dabei um Speichel handelt, der durch die intensiven Bewegungen der Pharynxmuskulatur ausgepresst wird. Die Speicheldrüsen selbst und ihre Ausführgänge haben keine eigene Muskulatur. Die chemische Natur dieser Flüssigkeit ist kaum zu ermitteln. Ich habe lediglich feststellen können, dass sie Lackmus bläut.

Die Art und Weise der Nahrungsaufnahme, wie sie hier für die Gallwespenlarven beschrieben wurde, steht nicht vereinzelt. Es finden sich namentlich bei Schlupfwespenlarven ähnliche Vorgänge (vgl. STELLWAAG (70)).

Charakteristisch dabei ist wohl in erster Linie, dass den Kiefern nur eine verhältnismässig unwesentliche Rolle zufällt. Die Hauptarbeit wird durch den Pharynx geleistet.

Es lag nahe, zu untersuchen, ob die Cynipidenlarven auch andere Flüssigkeiten aufnehmen würden. Die Bereitschaft dazu ist verschieden. Die Larven von *Biorrhiza pallida*, *Andricus albopunctatus* und *Andricus quadrilineatus* erwiesen sich als sehr geeignete Versuchstiere. Jene von *Diastrophus rubi* und *Pediaspis aceris* zeigten sich weniger bereitwillig. Nur in seltenen Fällen nahmen *Andricus globuli* und *Dryophanta divisa* dargebotene Nahrung auf. Die Larven von *Andricus fecundator* und *Andr. curcator* waren in keinem Falle zur Aufnahme irgendwelcher Stoffe zu bewegen. Die Technik war dabei folgende: Meist bot ich den Tieren einen kleinen Tropfen Flüssigkeit, der zwischen den Spitzen einer Pinzette hing, an. Bisweilen verwendete ich auch getränkte Wattebäuschchen. Die Verwendung von Pipetten ergab keine guten Resultate, ebenso das Aussetzen der Larven auf getränktem Filtrierpapier. Das Alter der untersuchten Tiere spielte keine Rolle, selbstverständlich mit der Einschränkung, dass alte Larven, die in der Galle selbst nicht mehr frassen, keine Nahrung aufnahmen.

Zunächst untersuchte ich, wodurch der Fressakt ausgelöst wird. Es war zu erwarten, dass es sich dabei um eine Folge von Reflexvorgängen handle. Dies wurde durch die Ergebnisse bestätigt. Berührt man den Mund der Larve mit trockenen, harten Gegenständen, etwa mit einer Nadelspitze, dann erfolgt als einzige Reaktion in den meisten Fällen nur eine Kontraktion des ganzen vorderen Körpers. Oft schliessen sich daran eigenartige kreisende Bewegungen an, die sich wohl als Suchbewegungen deuten lassen. Bisweilen allerdings macht die Larve auch vollständige Schluckbewegungen. Dies ist fast immer der Fall, wenn man die Lippen mit feuchter Watte berührt. Die Kontraktion des Vorderkörpers erfolgt jedoch auch hier fast regelmässig. Dieses Zurückziehen namentlich des Kopfes ist immer eine sehr ausgeprägte Bewegung. Man gewinnt den Eindruck, dass sie geradezu eine Verweigerung bedeutet.

Die Berührung der Lippen mit einem Tropfen Flüssigkeit oder mit einem durchtränkten Wattebausch löst bei den meisten Larven intensive Bewegungen der Mandibeln und des Pharynx aus. Auch bei sonst wenig fresslustigen Tieren tritt dieser Effekt ein. Diese verweigern zwar energisch jede Aufnahme von Flüssigkeit, zeigen jedoch meist noch längere Zeit Schluckbewegungen. Auch führen sie gleichzeitig damit noch Suchbewegungen aus. Im Gegensatz dazu nehmen andere Arten leicht die dargebotenen Stoffe an. Die Bewegungen der Mandibeln und des Pharynx sind dabei, soweit sich feststellen lässt, genau die gleichen wie

in der Galle. — Trockene Pulver, z. B. Stärke, werden in jedem Falle energisch verweigert.

Aus diesem Verhalten können wir wohl schliessen, dass die Beiss- und Schluckreflexe auf Berührung der Lippen, insbesondere Berührung mit flüssigen Stoffen hin erfolgen. Trockene oder feste Substanzen üben jedenfalls einen weit schwächeren Reiz aus. Aufgenommen werden nur Flüssigkeiten. Eine Ausnahme von dieser Regel wird später zu besprechen sein.

Es ist nun allerdings möglich, kleine Partikel zu verfüttern, wenn sie in einer Flüssigkeit aufgeschwemmt sind. Karmin- und Graphit-Aufschwemmungen lehrten, dass dabei die Partikel nicht grösser sein dürfen als die Mandibeln. Grössere Teilchen werden am Munde zurückgehalten.

Einen Einfluss hat ferner die Viskosität. Die Larven sind nicht imstande, zähflüssigen Rohrzuckersirup aufzunehmen, ebensowenig Hühnereiweiss und -eigelb. Besonders *Pallida*-Larven versuchen zwar oft eifrig, solche Stoffe zu verschlingen. Ich konnte aber in keinem Falle bemerken, dass dies gelungen wäre. Wie ich unten ausführen werde, spielt dabei der Geschmack keine Rolle.

Von viel grösserer praktischer Bedeutung ist indes der Einfluss der Temperatur. Ich versuchte ihn zu ermitteln, indem ich den Tieren Wasser oder Milch von verschiedener Temperatur darreichte. Dabei verwendete ich besondere Sorgfalt darauf, die Temperatur des Versuchstropfens möglichst konstant zu erhalten. Nach unten liess sich keine Temperaturgrenze feststellen. Flüssigkeiten bis zu 20° C wurden aufgenommen. Warme Flüssigkeiten jedoch wurden verweigert. Die Schwelle liegt zwischen 33 und 38° C, meist bei ca. 36 Grad. Diese Zahlen gelten für *Biorrhiza pallida* und für *Diastrophus rubi*. Bei anderen Arten, mit denen in dieser Hinsicht nur wenige Versuche angestellt wurden, fanden sich keine Fälle ausserhalb dieser Grenzwerte. Die Larvenperiode aller untersuchten Arten fällt in die wärmere Jahreszeit. Ob sich in bezug auf andere, überwinternde Larven andere Werte ergäben, habe ich nicht untersucht.

An den Lippen und am Kopf der Gallwespenlarven befinden sich mehrere Papillen. Es sind dies zweifellos Sinnesorgane; ihre Nerven lassen sich bis zu den Cerebralganglien verfolgen. Es stellt sich nun die Frage nach der Funktion dieser Sinnesorgane. Man ist auf den ersten Blick versucht, sie als Geschmacksorgane zu bezeichnen. Wenn wir uns aber erinnern, dass die Larve in der Galle eigentlich keine solchen Organe braucht, weil sie ja

ihre Nahrung fertig vorfindet, und somit keine Auswahl zu treffen hat, dann können wir vermuten, dass der Geschmacksinn keine grosse Rolle spielt. Einige Versuche haben diese Vermutung bestätigt.

Auszug aus den Versuchsprotokollen:

In allen folgenden Experimenten wurde den Larven ein Tropfen Versuchsflüssigkeit, die mit Karmin gefärbt war, angeboten. Auf diese Weise war eindeutig zu beobachten, ob der Stoff wirklich verschluckt wurde.

Pallida-Larve, 1,5 mm. Angeboten 5% Kochsalzlösung, für den menschlichen Geschmack noch nicht unangenehm. Wird ohne weiteres angenommen und verschluckt.

Pallida-Larve, 1,5 mm. Angeboten gesättigte Kochsalzlösung. Ergebnis wie oben.

Pallida-Larve, 1,8 mm. Angeboten 10% Rohrzuckerlösung, schmeckt süß. Wird verschluckt.

Albopunctatus-Larve, 2 mm. Angeboten stark verdünnte Salzsäure, brennt auf der Zunge. Wird angenommen und verschluckt. Nach einem Dutzend Schluckbewegungen heftige Kontraktion, verweigert weitere Annahme. Nach 20 Minuten tot. (Ähnliche Ergebnisse mit *Pallida*-Larven.)

Pallida-Larve, 1,5 mm. 2% Chininlösung, schmeckt bitter. Wird sofort verschluckt.

Pallida-Larve, 1,5 mm. Angeboten 10% Tanninsuspension in Wasser, für den menschlichen Geschmack stark adstringierend. Wird von der Larve ohne weiteres verschluckt.

Pallida-Larve, 2 mm. Dargeboten 1% Nelkenölemulsion in Wasser. Starker Geruch, Geschmack unangenehm. Wird angenommen, häufige Kontraktionen des Vorderkörpers zeigen aber, dass dies offenbar widerwillig geschieht. Später tot.

Diese Versuche zeigen zunächst, dass der Geschmackssinn nur eine unbedeutende Rolle spielt. Die Larve scheint nicht imstande zu sein, diese sehr verschiedenen Stoffe zu unterscheiden. Es ist daher kaum anzunehmen, dass die Sinnespapillen auf den Lippen der Larve Geschmacksorgane sind. Wahrscheinlich dienen sie dem Tast- und Temperatursinn. Vielleicht wird man indes auch den Geruchssinn nicht ganz ausser acht lassen dürfen. Es wird sich diese Frage später in überraschender Weise wieder aufwerfen.

Die Sinne der Cynipidenlarven sind schwach ausgebildet. Darauf weisen, ausser dem Geschmackssinn, auch die völlige Augenlosigkeit der Larven und die geringe Ausbildung der Antennen hin. Die dürftige Entwicklung der Sinnesorgane ist verständlich im Zusammenhang mit dem eng begrenzten, abgeschlossenen Lebensraum der Larve, die zudem ihre Nahrung leicht und in reichlichem Masse findet.

2. Die Verarbeitung der Nahrung im Darm.

Es sei vorerst kurz der Zustand der normalen Nahrung der Cynipidenlarven in Erinnerung gerufen. Aus den Untersuchungen am Gallennährgewebe ging hervor, dass sich die Larven vom Inhalt der innersten Zellen der Nährschicht ernähren. Diese Nahrung enthält sehr viel Wasser, daneben reichlich Eiweiss und Öl. Sie ist dagegen frei von Stärke und Zucker. Ihre Reaktion ist deutlich alkalisch.

Untersuchungen am Mitteldarminhalt der Larven ergeben, dass die Nahrung keine festen Bestandteile enthält. Es finden sich niemals ganze Zellen, ebensowenig Teile von Zellmembranen, wie dies auch bereits MAGNUS (47) feststellte. Dieser Befund wird dadurch bestätigt, dass sich im Mitteldarm keine Zellulose nachweisen lässt, auch nicht bei Larven, die unmittelbar vor der Untersuchung längere Zeit beim Frass beobachtet worden waren.

Die Verhältnisse im Darmtraktus der Larven wurden ermittelt durch Untersuchung des Darminhalts von frisch getöteten Tieren. Es wurde ihnen durch einen Schnitt mit dem Skalpell der Kopf abgetrennt. Dadurch trat in den meisten Fällen der ganze Darm mitsamt dem Inhalt heraus. Letzterer wurde dann, soweit möglich, mikrochemisch untersucht. Nebenher gingen Vergleiche mit dem histologischen Präparat.

Der Mitteldarm ist erfüllt von einer schleimigen, viskösen Masse. Sie ist farblos, in einigen Fällen schwach gelblich oder grünlich gefärbt. Bei direkter Betrachtung unter dem Mikroskop scheint sie bei den meisten Tieren fädig strukturiert. Diese Struktur wird nach Behandlung mit Alkohol oder Eisessig deutlicher. Wahrscheinlich beruht sie auf einfachen Unterschieden in der Dichte der schleimigen Masse. Jedenfalls sind diese Fäden nicht wirklich vorhanden. Im Schnittpräparat erscheinen sie nicht. Der Darmschleim kann mit Alkohol ausgefällt werden, wobei sich sehr feine Flocken bilden. Gröber werden die Flocken bei Anwendung von wässriger Sublimatlösung oder beim Erwärmen des Präparates.

Schon diese Eigenschaft deutet auf einen Gehalt an Eiweiss hin. Es ergeben denn auch alle Reagenzien für Eiweissstoffe eine eindeutige Reaktion. Relativ am schwächsten tritt diejenige der Biuretprobe auf. - Die Anwendung von Fettfarbstoffen sowie die Fettprobe durch Verseifung zeigen zuverlässig, dass sich in dem Schleim Fett nur in sehr geringer Menge befindet. Zucker ist nicht nachweisbar.

Die sichtbaren Bestandteile der Nahrungsflüssigkeit, Öltröpfchen und feine Eiweisschollen, finden sich im Darminhalt selbstverständlich auch. Eine Anhäufung dieser Bestandteile im rostralen Teil des Mitteldarmes ist dabei nicht wahrzunehmen. Die frisch aufgenommene Nahrung wird sofort mit dem ganzen Darminhalt vermischt, was wahrscheinlich auf die während der Nahrungsaufnahme häufigen Kontraktionen des ganzen Körpers zurückzuführen ist. — Der Vergleich mit dem Zellinhalt von Nährzellen lehrt, dass sich im Darm verhältnismässig wenige Öltröpfchen finden, während der Gehalt an Eiweissflocken nur schwach verschieden ist. Es legt dies bereits den Schluss nahe, dass erstere rascher abgebaut werden. — Der Darminhalt ist schwach, aber deutlich alkalisch. Die Anwendung von Bromthymolblau und Neutralrot zeigt, dass der p_H -Wert etwa bei 8 liegt.

Diese schleimige, oft geradezu zähflüssige Masse bildet den Hauptbestandteil des Darminhaltes. In ihr wiederum sind vermutlich zu einem beträchtlichen Teile Verdauungsfermente enthalten. Jedenfalls spielen sich im Lumen des Mitteldarmes die Abbauprozesse ab. Eine Reihe von Versuchen sollte über diese einigen Aufschluss geben. Ich bin mir indes bewusst, dass diese Experimente, was die Methodik anlangt, sehr primitiv waren. Es ist jedoch zu bedenken, dass die geringe Grösse der Tiere — ich untersuchte *Pallida*-Larven von höchstens 2,2 mm Länge und ebensolche *Rubi*-Larven — die Anwendung genauerer Methoden, die dem heutigen Stande der Physiologie entsprächen, fast völlig ausschliesst. Die Versuche lassen denn auch nur einige allgemeine Schlüsse zu.

Ein erster Schluss kann bereits aus dem vorher Gesagten gezogen werden. Die grosse Viskosität der Flüssigkeit im Mitteldarm ist auffallend. Selbst bei Larven, die vor der Untersuchung während einiger Zeit Nahrung aufgenommen haben oder die mit Wasser gefüttert waren, ist der Darminhalt niemals dünnflüssig. Tiere, die einen Tag lang gehungert haben, weisen einen auffallend zähen Schleim auf. Eine Akkumulation des Wassers im Darm findet also offenbar nicht statt. Es wird im Gegenteil sehr rasch resorbiert, rascher als alle anderen Bestandteile der Nahrung.

a) *Die Verdauung der Fettstoffe.*

Alle folgenden Experimente wurden mehrfach durchgeführt.

Versuch 1. Milch und gesättigte wässrige Sudanlösung wurden zu gleichen Teilen gemischt. Die Fetttropfchen der Milch nahmen dadurch eine deutliche orangefarbene Färbung an. Sie zeigten eine geringe Tendenz zum Zusam-

menfließen. Mit dieser Mischung wurden *Pallida*-Larven gefüttert. Sie wurde ohne weiteres angenommen. Ich ging dabei so vor, dass ich während zwei Stunden mehrere Larven nebeneinander in kurzen Zeitabständen fütterte. Dann erhielten die Larven nur noch Traubenzuckerlösung in Abständen von 8—12 Stunden. Sofort nach der Milhfütterung vorgenommene Kontrolluntersuchungen ergaben, dass die Fetttröpfchen im Mitteldarminhalt deutlich zu sehen sind.

Bereits nach 12 Stunden waren im Lumen die Fetttröpfchen nicht mehr deutlich zu erkennen.

Nach 24 Stunden sind keine Fetttropfen mehr vorhanden. Der Fettfarbstoff ist im Mitteldarminhalt diffus verteilt.

48 Stunden nach der Fütterung ist das Darmepithel völlig ungefärbt. Der Fettfarbstoff ist aber im Darmschleim nicht mehr diffus verteilt, sondern an die Exkrementkörper angelagert (vgl. unten).

Versuch 2. Sudan III wurde unter Erwärmen in Wasser gelöst, nach dem Erkalten filtriert und zu je 20 cm³ dieser Lösung 0,5 g Traubenzucker gegeben. Der Traubenzucker war in diesem Falle der einzige Nährstoff. Mit dieser Mischung wurden *Pallida*- und *Rubi*-Larven während 2—6 Tagen in Abständen von 8—12 Stunden gefüttert. Die Versuche wurden durch die ziemlich hohe Sterblichkeit der Larven erschwert.

Nur in wenigen Fällen wurde am Darmepithel eine undeutliche Färbung wahrgenommen. Bei der Mehrzahl der untersuchten Tiere war der Farbstoff restlos in Flocken an die Exkrementballen angelagert. Eine Färbung im Fettkörper liess sich niemals wahrnehmen.

Aus diesen Versuchen müssen wir auf das Vorhandensein einer Lipase im Mitteldarmlumen schliessen. Jedenfalls werden die Fettstoffe dort abgebaut. Die Assimilation erfolgt vermutlich erst in den Fettzellen.

Auf die Bedeutung der erwähnten Exkrementkörper werde ich im nächsten Abschnitt ausführlich zu sprechen kommen. Es sei indes vorweggenommen, dass es sich um kleine bräunliche Körper im Darmschleim des Mitteldarmes handelt. Sie bestehen aus unverdaulichen Stoffen. Rückstände der Nahrung, insbesondere kleine Partikel, werden an die Peripherie der Körper angelagert. Kontrollversuche nach Versuch 1 ergaben, dass sich in ihnen Fettstoffe nur in minimalen Mengen befinden. Es wurden also nicht die Fettstoffe der Milch, sondern lediglich die Fettfarbstoffe ausgeschieden.

b) *Der Abbau der Eiweissstoffe.*

Der Nachweis einer Protease im Mitteldarm gestaltet sich viel schwieriger und unsicherer. Es dürfte schwierig sein, hiezu geeignete Eiweissubstanzen zu finden. Die Verfütterung einer Aufschwemmung von Bäckerhefe z. B. ergab keine schlüssigen Resultate. Wohl war schon nach 4—6 Stunden eine Schrumpfung der Hefezellen wahrzunehmen. Auch fanden sich geschrumpfte

Zellen an den Exkrementkörpern. Ob eine Eiweissverdauung stattgefunden hatte, liess sich jedoch nicht feststellen.

Nur wenig aufschlussreicher war die Verfütterung einer Mischung von Hühnereigelb und Wasser 1:2. Zwar lassen sich die Dotterschollen im Darm beobachten. Sie treten im Laufe von 1—2 Tagen zu groben Flocken zusammen, die eine braune Farbe aufweisen. Diese Flocken bleiben durch mehrere Tage erhalten. Später ballen sie sich zusammen, und schliesslich sind sie nicht mehr von den erwähnten Exkrementkörpern zu unterscheiden.

Um deutlichere Bilder der Verdauungswirkung zu erhalten, verfütterte ich, einem Vorgange STOBERS (71) folgend, Blutkörperchen. Unmittelbar vor der Fütterung wurde ein Tropfen Blut mit einem etwa gleich grossen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung vermischt. Da das Blut immer sofort verwendet wurde, konnte von der Verwendung genau isotonischer Lösungen Abstand genommen werden. Es zeigte sich denn auch, dass die roten Blutkörperchen ganz unverändert in den Darm gelangten.

Bereits nach 3—6 Stunden sind die Erythrozyten stark geschrumpft. Sie haben dasselbe Aussehen wie Blutkörper in einer hypertonischen Lösung. Dagegen finden sich noch keine Zeichen, die auf einen Abbau hindeuten würden.

Dies ist erst nach etwa 24 Stunden der Fall. Viele Körperchen sind am Rande eigenartig ausgefranst. Der Blutfarbstoff ist kaum noch wahrzunehmen.

36 Stunden nach der Fütterung finden sich keine intakten Blutkörperchen mehr vor. Die meisten sind offenbar völlig zerfallen und nicht mehr vom übrigen Darminhalt zu unterscheiden. Nach 48 Stunden finden sich keine Spuren mehr vor.

Über die Natur und Wirkungsweise der zweifellos im Darm vorhandenen proteolytischen Fermente lässt sich im Anschluss an diese Versuche nichts aussagen. Es kann jedoch der zeitliche Ablauf des Abbauprozesses einigermaßen bestimmt werden. Die Resorption des Wassers geht sehr rasch vor sich und beansprucht nur wenige Stunden. Der Abbau der Fettstoffe nimmt etwa 12—24 Stunden in Anspruch. Die Eiweissstoffe werden in über 24 Stunden abgebaut. Es stimmt dies mit den Befunden überein, die aus dem Vergleich des Mitteldarminhalts mit dem Inhalt der Nährzellen gewonnen wurden.

Die Nahrung wird in abgebautem Zustand im Larvendarm gespeichert. Die Resorption beansprucht indes längere Zeit. Darauf weisen besonders deutlich die Veränderungen hin, die das Verhältnis des Darmlumens zur Körpergrösse während des

Larvenwachstums erfährt. Über die Resorption hat BULLRICH (18) einige Angaben gemacht. Er deutet die in den Epithelzellen des Mitteldarmes häufig vorkommenden grossen Vakuolen, die im Präparat stets optisch leer erscheinen, wohl mit Recht als Nahrungsvakuolen. Die resorbierten Nährstoffe scheinen in den Fettzellen assimiliert zu werden, die nebst grossen Fettvakuolen viele Eiweisskörper enthalten.

c) *Stärke.*

Eine weitere Versuchsreihe sollte über die Anwesenheit einer Diastase im Mitteldarm Auskunft geben. Die Larve konsumiert zwar keine Stärke. Sie scheidet aber, wie die früher beschriebenen Versuche (COSENS, KOSTOFF & KENDALL (21, 38)) zeigten, offenbar ein Stärke spaltendes Ferment aus. Seine Herkunft ist ungewiss.

Zunächst fütterte ich *Pallida*-Larven verschiedenen Alters mit einer 3 %-Suspension von Kartoffelstärke. Ich ging dabei ähnlich vor wie bei der Fütterung mit Milch. Nach der Fütterung verabreichte ich den Tieren jedoch nur noch Wasser. Auch hier gingen viele, namentlich jüngere Tiere, während der Versuche ein.

Bei älteren Larven (2,5–3 mm Länge) liess sich mit einiger Sicherheit feststellen, dass sie keine Stärke verdauen. Noch nach 4–6 Tagen ergab sich eine Reaktion mit Jod. Die Quantität der Stärkekörner war dabei anscheinend unverändert. In einigen Fällen konnte ich eine Anlagerung von Stärke an die Exkrementkörper beobachten.

Bei jüngeren Tieren waren dagegen die Resultate undeutlicher. Bei einigen Tieren, worunter auch sehr junge, war keine Wirkung auf die Stärkekörner wahrzunehmen. Andere Tiere wiesen nach 3–4 Tagen anscheinend leere Hüllen von Stärkekörnern auf, die sich mit Jod nicht mehr blau färbten. In keinem Falle aber war die Stärkeverdauung vollständig.

Die Versuche wurden wiederholt mit zerriebener Stärke. Es musste angenommen werden, dass die Membranen der Körner den Verdauungsfermenten einen Widerstand entgegensetzten (vgl. ULLMANN (74)). Eine kleine Menge Stärke wurde jeweils im Mörser so lange zerrieben, bis die mikroskopische Kontrolle ergab, dass weitaus die meisten Körner zerstört seien. Auch hier zeigte sich, dass ältere Larven keine Stärke verdauen. Bei jüngeren Larven aber beobachtete ich etwas andere Verhältnisse. Einige Tiere führten noch nach Tagen unverdaute Stärke in grösserer Menge, andere dagegen nur wenig. In einigen Larven,

die sicher Stärke aufgenommen hatten, liess sie sich nach 4 bis 5 Tagen nicht mehr nachweisen.

Bei allen diesen Stärkeversuchen ist indes zu berücksichtigen, dass es sehr schwer ist, die Versuchsbedingungen einigermaßen konstant zu erhalten. Vor allem ist es nicht möglich, quantitativ zu bestimmen, wieviel Stärke die einzelne Larve aufgenommen hat. Man ist auf den Vergleich mit Larven, die sofort nach ihrer Fütterung untersucht wurden, angewiesen. Ferner ist es schwierig, festzustellen, ob die Verdauungsvorgänge während mehrerer Tage nach der Fütterung, bei blosser Wasseraufnahme, normal ablaufen. Diese Schwierigkeiten bestehen übrigens bei allen Verdauungsversuchen an Cynipidenlarven. Endlich ist daran zu erinnern, dass die Anwesenheit von Eiweissstoffen eine Jodstärkereaktion verunmöglichen oder hemmen kann (BIANCHETTI (9)).

Bei einigen Larven versuchte ich 4 Tage nach der Stärkefütterung Zucker nachzuweisen. Eine Reaktion trat in keinem Falle ein.

Die Ergebnisse sind somit unsicher. Unter Berücksichtigung aller Vorbehalte können wir zwar vermuten, dass im Mitteldarm sich keine oder nur geringe Mengen von Diastase befinden. Es ist möglich, dass solche im Speichel enthalten ist und mit der Nahrung in den Darm gelangt. Mit dem Speichel aber verbieten sich Versuche, weil seine fassbare Menge ausserordentlich klein ist.

Eine besondere Anpassung der Verdauung der Larve an ihre spezialisierte Nahrung kann also nicht sicher behauptet werden. Die eben beschriebenen Versuche über die Stärkeverdauung scheinen zwar eher darauf hinzudeuten, ebenso die Versuche mit Eiweissfütterung. Die Untersuchungsmöglichkeiten sind jedoch durch verschiedene Faktoren so beschränkt, dass sichere Ergebnisse kaum zu erhalten sind.

3. Exkremente und Defäkation.

Schon RÉAUMUR und BEYERINCK (7) erwähnen, dass sich in den Cynipidengallen kein Kot vorfindet. Verschmutzte Gallen weisen immer auf Parasitierung hin. BERLESE (6) folgert daraus, dass die Larven die gesamte Nahrung assimilieren, eine Kotabgabe also nicht nötig sei und auch nicht statffinde. Schon BULLRICH (18) hat auf die Unrichtigkeit dieser Ansicht hingewiesen.

Eine Defäkation findet statt, allerdings nur einmal, nämlich in den letzten Tagen oder Stunden vor der Verpuppung der

Larve. Der Kot, das sogenannte Meconium, findet sich denn auch regelmässig in Gallen, die eine Puppe enthalten. — Damit wird aber noch nicht präzisiert, wie die unverdaulichen Bestandteile der Nahrung aus dem Verdauungsprozess ausgeschaltet werden.

Wie bei allen Hymenopterenlarven — mit Ausnahme der Tenthrediniden und Oryssiden — ist das Darmrohr beim Übergang vom Mittel- zum Enddarm geschlossen. Die beiden Abschnitte sind indes, wie sich RENGEL (62) ausdrückt, histologisch

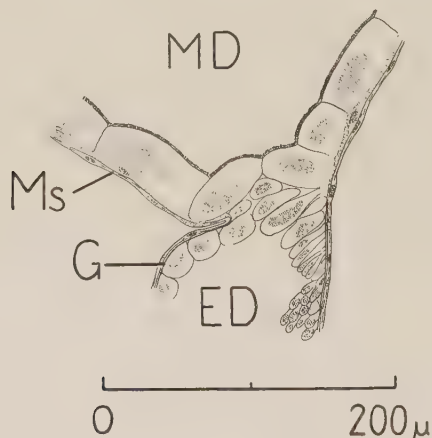


Abb. 15. *Diastrophus rubi* BOUCHÉ. Larve. Übergang Mitteldarm—Enddarm.
MD Mitteldarm, ED Enddarm, Ms Muscularis, G Grenzlamelle.

nicht unterbrochen. Das Darmrohr ist durchgehend vollständig ausgebildet, besitzt jedoch an dieser Stelle kein Lumen (vgl. Abb. 15). Erst bei der Defäkation weichen die Wände auseinander. Vorher können keine Substanzen vom Mitteldarm in den Enddarm gelangen. Dies bedeutet, dass unverdauliche Stoffe im Mitteldarm gespeichert werden müssen. — Neben RENGEL, der die Verhältnisse bei *Apis*, *Vespa* und *Lasius* untersuchte, hat BERLESE speziell auf den Darmverschluss der Cynipidenlarven hingewiesen.

Wie die Speicherung der Exkremente bei den Cynipidenlarven vor sich geht, werden die folgenden Untersuchungen zeigen. Es wurde oben ausgeführt, dass der Darminhalt der Larven in der Hauptsache aus einer schleimigen, stark eiweisshaltigen Substanz besteht. In diese Grundmasse eingebettet finden sich nun kleine bräunliche Körper. Sie sind bei einzelnen Arten verschieden gestaltet. Besonders deutlich treten sie bei *Rubi*- und

Pallida-Larven auf. Bei jenen sind sie auch relativ am grössten. Ihr Durchmesser beträgt bei alten Larven nicht ganz 0,1 mm. Bei beiden Arten haben sie eine recht scharf begrenzte Oberfläche. Diese ist sehr selten gleichmässig, sondern meist höckerig oder kantig. Oft sehen die Körper gerunzelt aus. Bei den meisten anderen Arten, die ich untersuchte, ist die Oberfläche lockerer. Die Gestalt ist überall sehr stark wechselnd. Von fast kugelrunden bis zu unregelmässig dicken, wurstförmigen Körpern finden sich alle Variationen. Die Larven von *Pediaspis aceris* endlich bilden einen Sonderfall, den ich speziell behandeln werde.

Bereits BULLRICH hat die Vermutung ausgesprochen, diese Körper könnten aus unverdaulichen Stoffen bestehen. Naheliegend ist die Annahme, dass es sich um die Reste von Zellmembranen des Nährgewebes handle. Auch bei starker Vergrösserung ist jedoch nichts zu entdecken, was auf solche hinwiese. Es wäre zu erwarten, dass wenigstens feinste Membranteilchen zu sehen wären. Dies ist jedoch nicht der Fall. Überdies ergeben die Körper in keinem Falle eine positive Zellulosereaktion.

Instruktiv ist indes das Verhalten dieser Körper während des Wachstums der Larve. In sehr jungen Larven findet sich kaum eine Spur von ihnen. In etwas älteren Stadien sind sie durchwegs klein, wenig zahlreich und von undeutlich flockigem Aussehen. Bei älteren Larven weisen sie verschiedene Veränderungen auf. Besonders auffallend ist die steigende Anzahl. Es scheinen stets neue Körper zu entstehen, die zunächst alle locker und klein erscheinen, jedoch rasch an Grösse zunehmen. Mit der Zeit aber werden alle Körper dichter, kompakter. Gleichzeitig wird ihre Farbe dunkler, bis sie schliesslich braun, zum Teil sogar dunkelbraun sind. Schliesslich sind sie so dicht, dass sie selbst bei erheblichem Druck auf das Deckglas nicht mehr zerquetscht werden können. Bei Mikrotomschnitten durch ältere Larven bieten sie dem Messer einen bedeutenden Widerstand, was zum Zerreißen der Schnitte führen kann.

Waren es erst nur wenige Körper in der weit überwiegenden Schleimmasse des Darmes, so verschiebt sich das Verhältnis in der alten Larve völlig. Einige Tage vor der Verpuppung, wenn die Larve bereits aufgehört hat, sich zu ernähren, ist die Masse der Exkretkörper etwa gleich der Masse des Schleims im Darm. Letzterer wird in den letzten Tagen des Larvenstadiums sehr schnell abgebaut, was wohl einer fast völligen Resorption des darin enthaltenen Wassers gleichzusetzen ist. Gleichzeitig treten in diesen letzten Tagen noch viele neue, kleinere Körper auf, die sich sonst in nichts von den vorhandenen unterscheiden. Unmit-

telbar vor der Kotabgabe befinden sich im Darm nur noch diese braunen Körper, welche sich nun zu einer breiigen Kotmasse zusammenballen. Diese wird als Meconium ausgestossen. Der Mitteldarm der sich verpuppenden Larve ist leer. Der Kot befindet sich als kleiner, schwarzbrauner Ballen an der Gallenwand. Er wird vermutlich wenige Stunden vor dem Einsetzen der Verpuppung entleert. In dem einzigen Falle, wo es mir möglich war, die Kotabgabe direkt zu beobachten, dauerte der Vorgang 12 Minuten. Die Larve verhält sich dabei sehr ruhig. Der Körper kontrahiert sich nur wenige Male und sehr langsam.

Selbst in altem eingetrocknetem Kot sind die braunen Körper noch zu sehen. Ohne Zweifel stellen sie von Anfang an unverdaute Reste der Nahrung dar. Dies geht auch aus einigen Versuchen hervor.

Eine Anzahl *Pallida*-Larven wurde mit einer Karmin suspension gefüttert. Nach einiger Zeit untersuchte ich den Darminhalt. Bereits nach 24 Stunden fanden sich nur noch verhältnismässig wenige Karminpartikel in der Darmflüssigkeit. Viele hatten sich an die kleinen Kotballen angelagert, die dadurch ein leuchtend rotes Aussehen erhielten. Nach 60 bis 70 Stunden waren alle Partikel aus dem Schleim verschwunden, während die Körper nun allesamt dunkelrot erschienen. Es liess sich deutlich feststellen, dass das Karmin peripher an die Körper angelagert war. Die Versuche wurden wiederholt, indem an Stelle von Karmin Tusche verwendet wurde. Das Ergebnis war genau entsprechend: Nach Ablauf von 60 bis 70 Stunden waren die Exkretkörper schwarz.

Auf welche Weise die Bildung dieser Körper vor sich geht, ist schwer zu entscheiden. Ob es sich um eine aktive Ausscheidung aus dem Schleim des Darmes handelt oder lediglich um passive physikalische Vorgänge, möge dahingestellt bleiben. Fügt man zu ausgequetschtem Darminhalt Karminpartikel zu, dann findet jedenfalls keine Anlagerung an die Körper statt.

Die nähere Untersuchung der Exkrementkörper gestattet uns, einige Schlüsse über die Verwertung der Nahrung zu ziehen. Alle Körper geben sehr deutlich die Eiweissreaktionen. Durch starke Natronlauge werden sie in etwa einer Stunde vollständig aufgelöst. Sie dürften demnach vor allem Eiweissstoffe enthalten. Daneben speichern sie in geringem Masse Fettfarbstoffe. Lösungsreaktionen mit Äther oder Chloroform ergeben nur sehr undeutliche Resultate. Auch die Verseifungsreaktion fällt oft unsicher aus. Es kann sich also nur um kleine Mengen von Fettstoffen handeln. Dass sich weder Harnstoff noch Harnsäure

nachweisen lassen, möge hier vorläufig erwähnt sein. Auf das Fehlen von Zellulose wurde bereits hingewiesen.

Im Kot sind dieselben Stoffe enthalten: Vorwiegend Eiweissstoffe, Fettsubstanzen nur in sehr geringen Mengen. Oft finden sich noch vereinzelte abgestossene Zellen vom Epithel des Mittel- und des Enddarmes. Der grösste Teil der Darmwände wird indes während der Puppenzeit umgebaut. Auch im Kot lassen sich Harnstoff und Harnsäure nicht nachweisen.

Die aufgenommenen Fettstoffe scheinen also fast vollständig resorbiert zu werden. Aus den Eiweissstoffen entsteht dagegen mehr Abfall. Im gesamten aber wird die aufgenommene Nahrung erstaunlich weitgehend verwertet. Die Masse des Nährsaftes übertrifft um ein Vielfaches die Masse des ausgestossenen Kotes. Die gute Verwertung der Nahrung zeigt sich auch im Vergleich mit Wespen- oder Bienenlarven, die im Verhältnis zu ihrer Grösse sehr viel Kot abstossen. Bei diesen Insekten enthält die Nahrung allerdings viele unverdauliche Stoffe (Chitin, Pollenmembranen).

Es stellt sich die Frage, wovon der Durchbruch des Mitteldarmlumens zum Enddarm abhängt. RENGEL geht darauf nicht ein. Er nimmt an, dass durch Darmkontraktionen ein Druck auf die Kotmasse ausgeübt wird, welche dann die Darmwände zum Auseinanderweichen bringt, ohne sich über die Faktoren zu äussern, welche die Speicherung des Kotes bis zum Ende der Larvenperiode bedingen.

Einige Beobachtungen vermögen vielleicht für die Cynipidenlarven darüber Aufschluss zu geben. Überlässt man Larven von 1,5–2 mm Länge in einer feuchten Kammer sich selbst, dann tritt als sehr allgemeine Erscheinung nach einigen Tagen die Defäkation ein. Gegenüber der normalen, nur einmal und spät stattfindenden Kotabgabe ist dies jedoch ein deutlich abnormes Verhalten; in der Galle habe ich es, auch bei parasitierten Larven, nie angetroffen.

Es wurde oben erwähnt, dass hungernde Larven bereits nach einem Tage einen ausgesprochen zähen Darmschleim aufweisen. Die energische Resorption von Wasser nimmt also ihren Fortgang. Nach 2–3 Tagen hat sich der Darminhalt in eine zähe Gallerte verwandelt. Das Volumen des Mitteldarmes ist sichtlich verkleinert. In der Regel setzt dann die Larve zwischen dem 3. und dem 6. Tage der Hungerperiode den Darminhalt ab. Dieser ist vom normalen Darminhalt und vom Kot stark verschieden. Er bildet einen dünnen, schnurförmigen Körper, in dem sich die klare Gallerte und die vorhandenen Exkrementkörper deutlich

unterscheiden. Die Gallerte quillt in Wasser stark auf. Lässt man sie dagegen austrocknen, dann tritt nur eine geringe Deformierung auf. Sie scheint also nur wenig Wasser zu enthalten. Die Ausstossung der Gallerte bzw. die Dehnung des bisher geschlossenen Darmabschnittes steht also vermutlich mit dem Wassergehalt des Darminhalts im Zusammenhang. Hat die Resorption von Wasser einen gewissen Grad überschritten, so öffnet sich das verschlossene Darmstück. Kann die Larve ihren grossen Bedarf an Wasser nicht decken, dann tritt dieser Moment ungewöhnlich früh ein, da die Wasserresorption im Darm der hungernden Larve nicht aufhört.

Auch die Verhältnisse bei der normal heranwachsenden Larve weisen auf diesen Zusammenhang hin. Die Larve beendet einige Tage vor der Verpuppung ihre Nahrungsaufnahme. Sie nimmt dann also auch kein Wasser mehr auf. Zudem trocknen die meisten Gallen vor der Verpuppung der Larve mehr oder weniger aus. Auch bei der normalen Larve scheint also eine Beziehung zu bestehen zwischen dem Wassergehalt im Darm und der Kotabgabe.

Bei der Larve von *Pediaspis accris* finden sich etwas abweichende Verhältnisse. Bei ihr sind im Darminhalt selten braune Exkrementkörper festzustellen. Die Abfallstoffe sind vielmehr während der ganzen Larvenperiode als feine Flocken im Mitteldarm verteilt. Dass jedoch im Prinzip die unverdauten Stoffe wie bei den anderen Larven weggeschafft werden, wird schon durch die mit dem Alter der Larve zunehmende Verfärbung und Verdichtung der Flocken wahrscheinlich gemacht. Das Meconium endlich unterscheidet sich von demjenigen anderer Larven nur noch durch das Fehlen von gröberen Bestandteilen. Chemisch zeigen sich keine Unterschiede. Auch die *Aceris*-Larven geben ihren Kot bei einer Hungerkur vorzeitig ab. *Pediaspis aceris* scheint indes kein Einzelfall zu sein. COSENS (21) hat ähnliche Verhältnisse bei den Larven nordamerikanischer Gallwespen angetroffen. Exkrementkörper sind ihm dagegen unbekannt.

4. Die Häutung der Larven.

Die Behandlung dieses Gegenstandes als Anhang zu Nahrungsaufnahme, Verdauung und Defäkation ist durchaus gerechtfertigt. Die Häutung steht insbesondere mit der Nahrungsaufnahme in engem Zusammenhang, wo sie einige wichtige Vorbehalte aufdrängt.

Mehrere ältere Forscher (BEYERINCK (7), KIEFER (32)) stellen fest, dass sich die Cynipidenlarven nicht häuten. Es wird dies damit begründet, dass man niemals abgeworfene Häute in den Gallen findet. Demgegenüber wies BULLRICH (18) darauf hin, dass bei dem intensiven Wachstum der Larven eine Häutung unbedingt zu erwarten sei. Er konnte denn auch auf Schnittserien von *Folii*- und *Megaptera*-Larven eine neue Cuticula unter der alten, abgehobenen beobachten. Ferner fand er im Mitteldarm der Larven von *Dryophanta folii*, *Trigonaspis megaptera*, *Aulax papaveris*, *Andricus albopunctatus*, *Andr. fecundator* und *Pediaspis aceris* die Mandibeln der betreffenden Art. Er schloss daraus, dass die Larven die abgeworfene Haut auffrassen. Ich kann diese Befunde bestätigen. Einerseits besitze ich ein Präparat einer Larve von *Biorrhiza pallida*, auf dem deutlich neben den neuen zwei alte, abgeworfene Mandibeln zu sehen sind. Daneben fand ich solche im Mitteldarm von *Andricus fecundator*, *Andr. albopunctatus*, *Dryophanta divisa* und vor allem bei fast allen Individuen von *Diastrophus rubi*, die mehr als 1,8 mm lang waren. Bei dieser Art sind neben den Mandibeln auch Chitinfetzen in grosser Zahl leicht zu sehen. Diese Chitinteile lassen sich noch im Meconium feststellen. Zum Teil sind sie an Exkrementkörper angelagert.

Bei den Larven von *Diastrophus rubi* konnte ich nichts beobachten, was auf eine Verdauung des Chitins hingewiesen hätte. Eine solche muss aber wohl für die meisten Arten doch angenommen werden. Anders ist es wohl kaum zu erklären, dass bei den anderen Arten, abgesehen von den Mandibeln, nicht die geringste Spur der abgeworfenen Haut zu sehen ist.

Die völlig unbeantwortete Frage aber lautet: Wie gelangen die Häute in den Darm? Die Befunde widersprechen zum Teil direkt den Feststellungen, wie sie oben über die Nahrungsaufnahme gemacht wurden. Da es BULLRICH und mir in keinem Falle gelang, eine Häutung direkt zu verfolgen, muss diese Frage offengelassen werden.

5. Die Exkretion.

Es ist zum Schluss der Untersuchungen über die Verdauung noch die Exkretion der Cynipidenlarven zu betrachten. Auch hier zeigt sich eine enge Beziehung zur Lebensweise. Ähnliche Verhältnisse sind auch von anderen Hymenopterenlarven bekannt.

Die Morphologie der Vasa Malpighii (VM) wurde bereits besprochen. Die Kerne der Zellen sind meist schon am lebenden

Objekt sichtbar, wie sich auch die Zellgrenzen unter dem Mikroskop leicht feststellen lassen. In den Zellen sind sehr oft winzige Körnchen vorhanden. In grosser Menge finden sich diese im Lumen der Gefässe. Sie sind rund und zeigen keine Struktur. Bei Anwendung von Schwefelsäure lösen sie sich unter geringer Gasentwicklung auf. An ihre Stelle treten meist sehr typisch ausgebildete Gipskristalle. Die kleinen Körner dürfen also sicher als Calciumoxalat- oder Calciumkarbonatkörper angesprochen werden.

Im Lumen der VM aller Larven findet sich eine klare Flüssigkeit, meist in relativ beträchtlicher Menge. Diese, wie übrigens auch die VM selbst, zeigt eine sehr deutliche alkalische Reaktion (p_H -Wert über 8!). Bei Anwendung von Lackmus erscheint das distale Ende der Gefässschläuche besonders tief blau gefärbt.

Es ist dagegen schwierig, die Natur dieses Exkrets zu bestimmen. Trotz der verhältnismässigen Grösse der VM ist die Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit so gering, dass sich sichere Reaktionen nicht ausführen lassen. Dasselbe ist auch der Fall bei der Untersuchung ganzer Gefässe. Letztere ergeben eine deutliche, das Exkret eine sehr schwache Eiweisreaktion. Im Schnittpräparat färben sich Gefässe wie Flüssigkeit auffallend stark mit allen Kernfarbstoffen.

Harnstoff und Harnsäure konnte ich nicht nachweisen. Zur Untersuchung auf Harnstoff erwies sich die Biuret-Probe wegen der Anwesenheit von Eiweisstoffen als undurchführbar. Es wurden deshalb die zu untersuchenden Larvenorgane mit einem Tropfen Eisessig bedeckt auf einem Objektträger sorgfältig erwärmt, doch nur soweit, dass die Flüssigkeit nicht zum Kochen kam. Dann wurde ein kleiner Tropfen Xanthidrol zugesetzt. Diese Methode ergab mit kleinsten Quantitäten Säugerharn gute Resultate. In den Cynipidenlarven konnte jedoch kein Harnstoff nachgewiesen werden.

Die später zu behandelnden Urate im Fettkörper der Larven waren mit der Murexid-Probe leicht als solche zu bestimmen. In keinem Falle aber gelang ein Nachweis von Harnsäure in den VM. Auch eine Reduktion von Silbernitrat trat nicht ein. Es ist demnach unwahrscheinlich, dass durch die VM Harnsubstanzen ausgeschieden werden. Zum mindesten wären es nur sehr geringe Mengen.

Bereits die Grösse und Ausbildung der Malpighischen Gefässe lassen auf ihre Funktionstüchtigkeit schliessen. In der Tat lehrt schon die eingehende Beobachtung, dass Produktion und

Ausscheidung des erwähnten Exkrets relativ beträchtlich sind. Lässt man Larven während einiger Zeit auf einer Glasplatte kriechen, dann kann man häufig beobachten, wie sich hinter dem After kleine Flüssigkeitsmengen ansammeln. Diese Flüssigkeit trocknet sehr rasch ein. Es bleibt dann auf der Glasplatte ein hauchdünner, kaum bemerkbarer Film zurück, der sehr leicht Kernfarbstoffe annimmt. Bringt man die Larve wieder für einige Zeit in einen feuchten Raum, um sie vor dem Austrocknen zu schützen, kann man diesen Versuch mehrere Male wiederholen. Genauere Untersuchungen scheitern aber auch hier wieder an der sehr geringen Quantität des ausgeschiedenen Exkrets. Es ist lediglich festzustellen, dass die Exkretion offenbar ununterbrochen funktioniert, und dass eine fast ständige Abgabe von Flüssigkeit auf das unter der Larve liegende Nährgewebe stattfindet. Soweit eine sichere Aussage hier überhaupt möglich ist, spielt der Zeitpunkt der letzten Nahrungsaufnahme keine Rolle bezüglich der Menge der abgegebenen Stoffe. Fest steht indes, dass alte Larven keine Flüssigkeit mehr abgeben.

Ob im Enddarm eine Rückresorption von Wasser stattfindet, ist schwer zu entscheiden. Auf Grund seiner einfachen Struktur möchte ich dies jedoch bezweifeln.

Die hier dargestellten Verhältnisse erhalten ihre Bedeutung in einem weiteren Zusammenhange. Wenn im ersten Kapitel über die Umwandlung des Nährgewebes festgestellt wurde, dass die Larve einen Einfluss auf das Pflanzengewebe ausübe, dann stellt sich die Frage, welcher Natur dieser Einfluss sei. Es liegt nahe, ihn in der Wirkung chemischer Substanzen, welche die Larve ausscheidet, zu suchen. Dies wirft die weitere Frage auf, um was für Ausscheidungen es sich dabei handle. Da die Cynipidenlarven keinerlei Hautdrüsen besitzen, kommen Exkrete von solchen nicht in Frage. Auch der Mitteldarm kann nicht in Betracht fallen, weil er blind geschlossen ist. Es bleibt also nur die Wahl zwischen den Speicheldrüsen und den Malpighischen Gefässen.

Nun scheinen indes die Speicheldrüsen ein Sekret nur während der Nahrungsaufnahme abzugeben. Der Speichel gelangt dabei mit dem einströmenden Nahrungssaft in den Darm, was seine äussere Wirkung unwahrscheinlich macht. Es sind somit nur noch die Malpighischen Gefässe, die für eine derartige Funktion tauglich erscheinen.

ROESSIG (65) hat in seiner Arbeit „Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus?“ eine ähnliche Frage untersucht. Auf Grund seiner rein histologischen Untersuchungen gelangt er zum selben Resultat,

dass nämlich das Exkret der Malpighischen Gefässe am ehesten geeignet erscheint, auf die Pflanze wirken zu können. —

Die Harnsubstanzen oder zumindest deren grösster Teil werden auf andere Weise aus dem Stoffwechsel des Tieres entfernt. Sie werden als Urate in den Fettzellen abgelagert, wo sie, in kleinen Räumen zusammengeballt, die Form der bekannten Uratkörner annehmen. Sie erscheinen frühzeitig im Larvenkörper. Bereits *Pallida*-Larven von ca. 1 mm Länge haben Urate. Auffallend ist deren Anhäufung in der caudalen Körperhälfte, während sie im rostralen Teil fast völlig fehlen. Dieselbe Verteilung weisen sie auch bei *Rubi*- und *Eglanteriae*-Larven auf. Bei anderen Arten sind sie gleichmässig im ganzen Fettkörper zerstreut.

Aus den Untersuchungen von BERLESE (6) und PEREZ (58) geht hervor, dass die Urate erst am Schluss der Metamorphose abgebaut und durch die imaginalen VM in den Enddarm ausgeschieden werden. Nach der Metamorphose werden sie entleert.

Die Speicherung der Urate im Körper verhindert, dass die Larve während der Fressperiode bereits abgebaute oder gar schädliche Stoffe aufnimmt. Dieselbe Bedeutung haben wir bereits für die Speicherung der Exkremente im Mitteldarm angenommen.

6. Der Kannibalismus der Larven.

Für die verschiedenen Versuche mit Larven wurden jeweils mehrere Tiere den Gallen entnommen und zu sofortiger Verwendung in feuchte Kammern gebracht. Zufällig blieben einmal einige Larven während zwei Tagen liegen. Dabei zeigte sich eine sehr sonderbare Erscheinung. Die Tiere waren nicht mehr über das ganze Filtrierpapier zerstreut, so wie sie ausgelegt worden waren, sondern sie hatten sich zu kleinen Gruppen von 2—3 Tieren eng aneinander gelagert. Nach weiteren 2 Tagen bildeten die Larven Knäuel von 4—6 Individuen. Es schien, als ob die Larven vor allem wegen der mangelnden Luftfeuchtigkeit sich zu Gruppen vereinigt hätten. Die Beobachtung unter der Lupe ergab aber die überraschende Tatsache, dass sich die Tiere gegenseitig aussaugten. Die normalen Pumpbewegungen waren deutlich sichtbar. Die scharfen Mandibeln konnten offenbar die doch recht zarte Körperhaut durchdringen. Die angegriffenen Larven hatten dabei dasselbe Aussehen wie solche, die von Parasiten heimgesucht sind. Sie waren matt und stark geschrumpft, dabei von einer schmutzigen braungrauen Farbe. Ihre kannibalischen

Artgenossen zeigten nur eine sehr geringe Schrumpfung und nach wie vor die charakteristische weissliche Farbe der gesunden Tiere.

Die weitere Verfolgung dieses Phänomens ergab, dass Kannibalismus bei Cynipidenlarven, die einige Zeit gehungert hatten, ganz allgemein auftrat. Er ist dabei nicht auf die einzelnen Arten beschränkt. Auch Larven von verschiedenen Arten greifen sich an. Dieselbe Erscheinung zeigten interessanterweise auch die Larven von Parasiten.

Es stellt sich dabei vor allem die Frage, wie sich die Larven überhaupt finden können. Normalerweise bewegen sich die Tiere in den Glasschalen höchstens um wenige Millimeter. Um sich gruppenweise zu vereinigen, legen sie aber oft einen Weg von mehreren Zentimetern zurück, wobei sie mehr oder weniger den kürzesten Weg verfolgen.

Offenbar ist es dabei nicht die Feuchtigkeit, die die Tiere anzieht, denn die Ansammlung von Larven findet auch statt, wenn in der feuchten Kammer die Luft völlig wassergesättigt ist. Dies wurde bestätigt durch Kontrollversuche: In einige Schalen wurde nur an den Rand ein kleines feuchtes Filtrierpapier gelegt. Ich fand jedoch keine Larve, die merklich auf dieses Papier zugekrochen wäre. Befanden sich mehrere Larven gleichzeitig in der Schale, so fanden sie sich auch hier in Gruppen zusammen.

Vielleicht ist bei der gegenseitigen Anziehung der Geruch massgebend. Schon KÜSTENMACHER (41) stellte fest, dass die Larven einen für die einzelnen Arten charakteristischen Geruch ausströmen. So sollen z. B. die Larven von *Andricus fecundator* nach faulen Äpfeln riechen. Ähnliches konstatierte PASZLAVSKY (57) übrigens auch für die Imagines. Es erscheint also möglich, dass die Larven durch solche Gerüche, die ihnen wahrscheinlich von der eigenen Galle her „vertraut“ sind, angelockt werden. Es ist allerdings daran zu erinnern, dass auch Larven verschiedener Arten sich gruppieren. Eine andere Erklärung auf unsere Frage aber wird sich kaum geben lassen.

Dieses eigenartige Phänomen des Kannibalismus zeigt, dass die Larven unter schlechten Verhältnissen, wohl als Folge des Hungers, von ihrer normalen phytophagen Lebensweise zu einer parasitischen, zoophagen übergehen können. In der Natur findet sich diese Erscheinung freilich nicht. Da ja jede Cynipidenlarve ihre eigene, mit Nahrung wohlversehene Kammer besitzt, besteht gar keine Möglichkeit zu einer tierischen Ernährung. Es ist kaum denkbar, dass sie in die Larvenkammer eingedrungene

Parasiten auf diese Weise unschädlich machen. Wenigstens habe ich nie dergleichen gesehen.

Der Kannibalismus der Gallwespenlarven muss als eine zufällige Erscheinung betrachtet werden. Eine Bedeutung für das Leben der Larve ist nicht zu erkennen.

* * *

Es mag hier am Platze sein, die bisher gewonnenen Ergebnisse kurz zu besprechen.

Wir stellten zunächst fest, dass das Nährgewebe der Gallen durch den Einfluss der Larve starke Veränderungen erfährt. Für die Lebensweise der Larve fallen dabei besonders folgende Vorgänge ins Gewicht: Der ursprünglich halbfeste Zustand des Zellinhalts der Nährzellen wird in einen flüssigen übergeführt; nebst der starken Vakuolisierung der Zellen ist hier besonders die Umwandlung der Stärke in Öl anzuführen. Die Zellhäute dehnen sich und werden zart und weich. Vielleicht findet auch eine Vermehrung der Eiweissstoffe statt, sicher aber eine tiefgreifende Verwandlung.

Für die Larve ist die Nahrung so leichter aufzunehmen. Sie ist für die Aufnahme dieser Nahrungsflüssigkeit eingerichtet. Ihre Mundteile, mit Ausnahme der Mandibeln, sind nicht ausgebildet. Dafür besitzt sie einen Saugapparat. Sie ist denn auch nicht imstande, andere als flüssige Nahrung aufzunehmen.

Eine Anpassung der Verdauungsfunktionen an die stark spezialisierte Nahrung liess sich mit Sicherheit nicht nachweisen. Ein Zusammenhang besteht dagegen zwischen der Möglichkeit, die leichtverdauliche Nahrung fast völlig zu verwerten, und der Speicherung der Exkremente im Darm während der ganzen Larvenperiode.

Die gallenbewohnenden Cynipiden können nicht als Phytophagen im eigentlichen Sinne betrachtet werden, was bereits STELLWAAG (70) konstatierte. Ihre Nahrung besteht nicht aus Pflanzenzellen, sondern aus dem Inhalt von besonderen Zellen der Galle, die durch die Larve tiefgreifend beeinflusst sind. STELLWAAG trennte die *Cynipiden* von den eigentlichen Phytophagen (*Tenthrediniden* und *Oryssiden*, deren Larven mit gut entwickelten Kauwerkzeugen, Punktaugen und durchgehend offenem Darmtractus ausgestattet sind), stellte sie aber auch in Gegensatz zu den parasitischen *Braconiden* und *Ichneumoniden*, die den Cynipiden nahe verwandt sind. In diesem Zusammenhang erhält nun der beschriebene Kannibalismus eine besondere

Bedeutung. Die Stammesgeschichte der Cynipiden ist indes noch zu wenig erforscht, um hierüber abschliessende Feststellungen machen zu können.

VII. Untersuchungen zur Biologie von Larve und Galle.

1. Beweglichkeit und Aktivität der Larven.

Schon die Betrachtung der gedrungenen, fusslosen Gestalt der Cynipidenlarven lässt vermuten, dass ihre Beweglichkeit gering ist. Da aber die Tiere in ihren engen Larvenkammern fast überall mit ihrer Nahrung in direktem Kontakt stehen, ist eine grosse Beweglichkeit auch gar nicht vonnöten. Schon kleine Krümmungen des Körpers bringen neue Nährzellen in die Reichweite der Mandibeln.

Einige Versuche bestätigten das geringe Bewegungsvermögen der Larven. In eine feuchte Kammer wurden einige *Pallida*-Larven gebracht und deren Standort mit einem Punkt markiert. Dann wurden die Tiere während einiger Zeit sich selbst überlassen. In einer Zeit von 48 Stunden legten diese Larven einen Weg von kaum 3—5 mm zurück. Ihr Bewegungsbedürfnis ist offenbar äusserst gering. Die Bewegung erfolgt ganz ungerichtet und unabhängig von der Lichtrichtung.

Anders sind die Verhältnisse freilich, wenn das früher erwähnte eigenartige Streben der Tiere, in die Nähe ihrer Artgenossen zu gelangen, die Beweglichkeit steigert. Innert 10 bis 16 Stunden werden dann oft 1—2 cm zurückgelegt. In diesem Falle wird mehr oder weniger deutlich eine bestimmte Richtung eingehalten.

Die Bewegung ist dabei ausserordentlich unbeholfen. Meist erfolgt sie nur durch unregelmässige Kontraktionen und Krümmungen des Körpers. Ein eigentliches Kriechen habe ich selten beobachtet. Oft erfolgt die Bewegung seitlich zur Körperrichtung.

Es wurde bereits auf die elegante Gestalt der *Aceris*-Larven hingewiesen. Diese besitzen eine viel grössere Beweglichkeit. Auch solche Tiere, die einzeln in den Schalen gehalten werden, führen meist Wanderungen in der ganzen Schale herum aus. Immerhin ist das Tempo auch hier sehr bescheiden. Diese Larven, die offenbar ein grösseres Bewegungsbedürfnis besitzen, zeigen auch meist ein ausgeprägtes Kriechen, das man am ehesten mit der Bewegung von Fliegenlarven vergleichen kann.

Verschiedene Beobachtungen zeigten, dass die Larven während der Nacht aktiver sind als am Tage. Tagsüber trifft man kaum sich bewegende Larven an. Dies ist auch bei *Aceris*-Larven der Fall. Tiere, die am Morgen in eine Schale gebracht worden waren, fanden sich fast stets am selben Abend noch in der nämlichen Lage vor. Am nächsten Morgen aber waren die meisten Tiere von ihrem Standort entfernt. Die Beobachtungen an sich bewegenden Larven wurden denn auch durchwegs längere Zeit nach Einbruch der Dunkelheit gemacht.

Die nächtliche Aktivität zeigte sich auch bei den Fütterungsversuchen. Am späten Abend waren alle Larven viel eher bereit, irgendwelche Stoffe aufzunehmen. In Gallen, die während des Tages sorgfältig geöffnet wurden, fand ich nur selten fressende Larven. Nachts jedoch lag der Fall gerade umgekehrt. Eine Erklärung für dieses Verhalten ist recht schwer zu geben. Es ist denkbar, dass die Einwirkung des direkten Tageslichtes die Aktivität der Tiere beeinträchtigt. Die meisten Larven leben ja ständig im Dunkeln. Gegen diese Annahme spricht aber, dass das oft starke Lampenlicht, das für die nächtliche Beobachtung angewendet werden musste, die Tiere nicht im mindesten zu stören schien. Ein weiteres Argument dagegen ist der Umstand, dass *Albipes*-Larven, die in Gallen mit sehr dünnen und durchscheinenden Wandungen leben, keine Abweichung von der Regel zeigten.

Vielleicht handelt es sich um eine Einwirkung der Temperatur. Tagsüber werden die Gallen sehr durchwärmt. Es ist möglich, dass die nächtliche Abkühlung auf die Larven anregend wirkt.

Eine eindeutige Erklärung für dieses Verhalten, dessen Bedeutung für das Leben der Larven nicht recht ersichtlich ist, habe ich nicht gefunden.

2. Der Wasserbedarf der Cynipidenlarven.

Bereits in der Besprechung der Nahrungsaufnahme wurde darauf hingewiesen, welche Bedeutung der Wasserüberschuss des Nährgewebes hat. Die Abhängigkeit der Larve von der Versorgung mit Wasser erscheint aber noch in anderer Form.

Junge Larven aus frisch geöffneten Gallen sind stets gelblichweiss oder weiss, glänzend und turgeszent. Dieses Aussehen geht aber überraschend schnell verloren, wenn die Tiere trocken gehalten werden. Sie werden dann nach kurzer Zeit matt, die Turgeszenz verschwindet. Die Larven werden runzelig und be-

kommen ein schwammiges Aussehen. Die weisse Farbe geht über in eine schmutzig braune oder graue Färbung. Man kann hier von einem eigentlichen Krankheitszustand sprechen.

Dieser Zustand ist jeweils auch an solchen Larven zu beobachten, die seit einiger Zeit von Schmarotzerlarven parasitiert sind.

Der Krankheitszustand tritt bei jungen Larven sehr rasch auf. Der Glanz von an der Luft gehaltenen Tieren geht schon nach kaum einer Stunde verloren. Ältere Larven (2 mm) werden erst nach 2—4 Stunden matt. Die Schrumpfung beginnt nach 4—8 Stunden. Trockengehaltene Larven sterben in den meisten Fällen innerhalb von 24 Stunden. Nur wenige werden über 2 Tage alt.

Bei alten Larven liegen die Verhältnisse anders. Tiere, die wenige Tage vor der Verpuppung stehen, können ohne grossen Nachteil aus der Galle herausgenommen werden. Sie gehen in trockenen Glasschalen nur ausnahmsweise zugrunde. Die meisten schreiten normal zur Verpuppung. Beim Ausschlüpfen zeigen sich dann aber oft Schwierigkeiten. Wohl schlüpfen viele Wespen anscheinend völlig normal. Andere aber sind kleiner und schwächer als die in der Galle aufgewachsenen. Auf diese Erscheinung haben schon ADLER (2) und RÜBSAAMEN (66) hingewiesen. Auch der Schlüpfakt selbst bietet Schwierigkeiten. Bisweilen kann man Wespen beobachten, die sich vergeblich abmühen, um sich ganz aus der Puppenhülle zu befreien. Besonders die Flügel bleiben in den Taschen der Puppenhaut stecken. Diese Schwierigkeiten lassen sich zwar nicht ganz ausschalten, aber doch stark unterdrücken, wenn man für die Erhaltung der Luftfeuchtigkeit in den Zuchtgefässen besorgt ist. Diese scheint demnach auch auf alte Larven und Puppen einen gewissen Einfluss auszuüben. Immerhin ist er wesentlich kleiner als bei jungen Larven. Die Angaben von BEYERINCK (7), PASZLAVSKY (57) und BULLRICH (18), wonach man Larven ohne Schaden ihren Gallen entnehmen und aufziehen könne, beziehen sich denn auch auf ausgewachsene Larven.

Der Tod infolge Wasserverlustes kann aber auch bei jungen Tieren leicht verhindert oder stark hinausgeschoben werden, wenn man dafür sorgt, dass in den Glasschalen die Luft ständig mit Wasserdampf gesättigt ist. Dies wird erreicht durch Belegen der Schale mit einem feuchten Filtrierpapier. Es ist dabei unwesentlich, ob die Larve mit diesem in Kontakt ist oder nicht. Wohl magern die Tiere etwas ab, was auf die fehlende Nahrung zurückzuführen ist. Interessant ist jedoch, dass sie ihren Glanz

nicht verlieren und dass auch die Farbe gut erhalten bleibt. Die Tiere behalten wochenlang ihr turgeszentes Aussehen.

Es gelang mir auf diese Weise, *Pallida*-Larven von 2,2 mm Länge während 6 Wochen ohne Nahrung und ohne Fütterung am Leben zu erhalten. Zum Schlusse waren die Tiere nur noch 1,5 mm lang. Die meisten besaßen noch ihren ursprünglichen Glanz. Die Turgeszenz nahm erst in den letzten Tagen sichtbar ab. Jüngere Larven (1,2 mm) blieben über 20 Tage am Leben.

Besonders eigenartig fällt die Tatsache auf, dass diese Tiere länger am Leben blieben als solche, die ich durch künstliche Ernährung aufzuziehen versuchte.

Larven, die bereits matt sind und die die ersten Spuren eines Einschrumpfens zeigen, lassen sich wieder zu normalem Aussehen bringen, wenn sie in eine feuchte Kammer gebracht werden. — Dass die Symptome des Wasserverlustes nicht einfach durch den Mangel an Nahrungsflüssigkeit hervorgerufen werden, liess sich ebenfalls zeigen. Ich fütterte *Pallida*-Larven von 1,5 mm Länge, die sich auf einer Glasplatte an der Luft befanden, alle 30 Minuten mit Wasser. Die Tiere hatten nach 2 Stunden ihren Glanz verloren. Dieses Symptom war durch weitere, rascher aufeinanderfolgende Fütterungen nicht mehr rückgängig zu machen. Die Schrumpfung setzte nach 8—10 Stunden ein, also um 3 bis 4 Stunden später als bei ungetränkten Tieren. Auch hier war durch vermehrte Wasserzufuhr keine Änderung des Zustandes zu erwirken. Wohl aber war dies der Fall, wenn matte und bereits etwas geschrumpfte Larven in eine feuchte Kammer gebracht wurden.

Für die Cynipidenlarven ist also der Aufenthalt in feuchtigkeitsgesättigter Luft unentbehrlich. Es scheint dies nebst der Beschaffung der Nahrung die wichtigste Lebensbedingung zu sein.

In der Larvenkammer ist das Tier umgeben von stark wasserhaltigen Zellen. Aus diesen transpiriert leicht Wasserdampf in die Kammer hinein. Es ist also in der Galle das feuchte Milieu gesichert. Später, wenn das Nährgewebe verbraucht und die Galle trockener geworden ist, ist die Larve bereits widerstandsfähiger geworden.

Es gilt nun zu untersuchen, welches der Anteil der Galle ist bei der Versorgung der Larve mit Wasser. Gallen, die von ihren Tragorganen abgetrennt werden, die also von der Pflanze nicht mehr mit Wasser versorgt werden, vertrocknen überraschend schnell. Besonders rasch gibt natürlich das Parenchym sein

Wasser ab. Die Austrocknung macht jedoch nicht Halt an der Sklerenchymschicht, sondern ergreift auch diese und die Nährschicht. Deren Wasserverlust aber verursacht den Tod der Larve.

Das Vertrocknen der Galle ist am Nährgewebe eindeutig festzustellen. Es verliert seine Turgeszenz und sein feuchtes Aussehen. In wasserreichen Gallen tritt dieser Zustand meist innerhalb von 24 Stunden ein, in seltenen Fällen später. Besonders rasch vertrocknen junge Gallen, deren Wachstum noch nicht abgeschlossen ist. In diesen ist aber auch die Larve noch sehr empfindlich.

In etwas älteren Gallen von *Pediaspis aceris*, *Andricus quadrilineatus*, *Rhodites eglanteriae* und *Diastrophus rubi*, die von ihren Tragorganen abgetrennt, im übrigen aber unverletzt waren, habe ich jeweils nach 2—4 Tagen das Nährgewebe völlig ausgetrocknet angetroffen. Wurden die Gallen in den Zuchtgläsern mit Wasser besprengt, dann liess sich die Austrocknung gewöhnlich um einige Tage hinausschieben.

Dass die Sklerenchymschicht den Wasseraustritt aus dem Nährgewebe nicht aufzuhalten vermag, lässt sich besonders gut an der *Curvator*-Galle zeigen. Deren Innengalle (Nährgewebe und Sklerenchym) ist in jungen Stadien leicht aus dem Parenchym herauszulösen. Belässt man diese Innengalle an der freien Luft, dann ist das Nährgewebe innerhalb weniger Stunden gänzlich kollabiert.

Es scheint also, dass die Galle als Speicherorgan von Wasser oder als Verdunstungsschutz nur eine sehr geringe Bedeutung hat. Um die Galle und damit die Larve am Leben zu erhalten, bedarf es vielmehr des ständig in die Galle einflussenden Saftstromes aus der Pflanze.

Es bilden in dieser Hinsicht jene Gallen, die sich von ihren Tragorganen lösen und zu Boden fallen (Linsengallen, viele Knospengallen), nur scheinbar eine Ausnahme. Alle diese Gallen sind durchaus auf die Aufnahme von Wasser von aussen, in diesem Falle aus dem Boden, angewiesen. Linsengallen nehmen so viel Feuchtigkeit auf, dass sie von flachen, dünnen Gebilden zu fast kugeligen, saftigen Gallen anschwellen. Sammelt man solche Gallen vor dem Abfallen, um sie auf trockene Erde zu legen, dann wird man niemals Wespen erhalten. Dies ist jedoch der Fall, sobald sie auf feuchter Unterlage gehalten werden. Wesentlich erscheint auch hier wiederum, dass nicht die Galle selbst als Wasserspeicher dient, sondern dass sie das Wasser von aussen her aufnehmen muss.

Es ist nun nicht zu übersehen, dass die Versorgung der Galle mit Wasser nur ein besonders hervortretendes Merkmal ist für den Stoffbedarf der Galle überhaupt. Während jedoch die Galle während längerer Zeit mit Wasser versehen werden muss, erfolgt die Akkumulation von anderen Stoffen im wesentlichen nur während des Wachstums. Die Nähr- und Aufbaustoffe, die die Galle beansprucht, gehen der Pflanze verloren. Darauf weisen

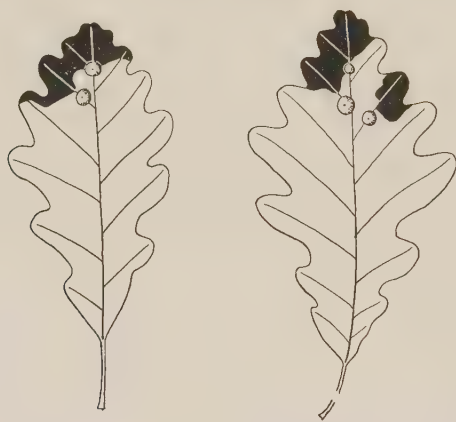


Abb. 16. Gallen von *Dryophanta divisa* HART. auf *Quercus*.
Ausserhalb der Gallen abgestorbene Blatteile.

verschiedene Tatsachen hin: Im Herbst sind häufig Blätter zu finden, die in der Umgebung der Gallen bereits braun sind, im übrigen aber noch ihre normale Farbe haben. Bei *Divisa*-Gallen, die an Blattrippen sitzen, ist diese Erscheinung besonders auffallend (Abb. 16). Ausserhalb der Galle ist das Blatt abgestorben, innerhalb dagegen noch frisch. Der abgestorbene Teil ist gegenüber dem lebenden scharf abgegrenzt. Es scheint, als ob die Galle die für die äussersten Blatteile bestimmten Stoffe abgefangen hätte. Ähnliche Beobachtungen erwähnt auch PIGEOT (60).

Der geringe Chlorophyllgehalt der meisten Gallen lässt vermuten, dass diese an den mannigfachen Synthesen von Stoffen nur in sehr bescheidenem Masse Anteil haben. Die Galle erscheint als ein Ein-Weg-System, welches viele Stoffe aufnimmt, aber der Pflanze keine zurückerstattet. Darauf weisen besonders Gerbstoffe und Stärke hin, die in der Galle gespeichert werden, während sie aus den Blättern ganz oder grösstenteils weggeschafft werden. Auch der Wasserverbrauch der Galle ist um ein be-

trächtliches grösser als der der normalen Organe (vgl. KÜSTER (43), MOLLIARD (50) BRANHOFFER & ZELLNER (14ff)).

3. Der Einfluss der Temperatur auf die Larven.

Im Gegensatz zur Feuchtigkeit scheint die Temperatur im Leben der Larven keine überragende Bedeutung zu haben. Der direkte Einfluss von Wärme oder Kälte auf die Larven ist gering. Es hat dies jedoch nur auf die Larve innerhalb der Galle Bezug, was durch folgende Beobachtungen erläutert wird: Tiere, die etwa auf einer Heizplatte oder im warmen Sonnenlicht gehalten wurden, starben innerhalb kurzer Zeit, obwohl die Temperatur 40° C in keinem Falle überschritt.

Befinden sich die Larven jedoch in einem Raume mit genügender Feuchtigkeit, so kann ihnen selbst eine stärkere Erwärmung der Heizplatte nichts anhaben. In dem ohnehin sehr trägen Verhalten der Larven ändert sich wenig. Ich erhielt nur den Eindruck, dass solche Tiere dargebotenes Wasser bereitwilliger als sonst annahmen. Eine streng objektive Aussage dürfte aber gerade in diesem Fall schwierig sein. Interessant ist aber die Beobachtung, dass die Larven selbst bei zweistündigem Verweilen in der Wärme ihren Glanz nie verloren. Es sind diese Beobachtungen also in erster Linie eine Bestätigung dafür, dass vor allem die Erhaltung des feuchten Milieus für die Larven lebenswichtig ist.

Vom Einfluss der Temperatur der Nährstoffe auf die Nahrungsaufnahme wurde bereits gesprochen. Es wurde festgestellt, dass Nährflüssigkeit, die über ca. 36—40° C erwärmt ist, nicht aufgenommen wird. Es fragt sich nun, ob in Gallen, die im Hochsommer reifen (*divisa* u. a.), die Temperatur des Nährgewebes diesen Betrag nicht überschreite. Wahrscheinlich ist dies nicht der Fall. Einerseits besitzen alle Sommergallen ein gut entwickeltes Parenchym, das sehr wohl eine gewisse Wärmeisolierung bewirken kann. Zum anderen ist an die ständige Zirkulation des pflanzlichen Saftstromes und an die Verdunstung von Wasser durch die Gallen zu erinnern, welche ebenfalls zu hohen Temperaturen verhindern können. Vielleicht ist aber gerade hier eine Deutung der nächtlichen Aktivität der Larven gegeben. Während der Nacht ist in jedem Falle ein Absinken der Temperatur in der Galle zu erwarten. Es ist möglich, dass zwischen den besseren Wärmeverhältnissen im Laufe der Nacht und der Aktivität der Larven ein direkter Zusammenhang besteht.

Es möge hier noch kurz die ökologische Bedeutung der Temperatur gestreift werden. Die Cynipiden folgen im wesentlichen der Eiche in ihrer Ausbreitung. Die Artenzahl nimmt jedoch nach Norden ab, während in wärmeren Gegenden, wie etwa im Mittelmeergebiet, eine grosse Mannigfaltigkeit der Formen besteht. Dies gilt übrigens auch für die Eichen, die ja die hauptsächlichsten Wirtspflanzen der Cynipiden darstellen. Es finden sich aber auch im einzelnen die Gallen viel eher an sonnigen, warmen, oft geradezu trockenen Standorten als an schattigen Stellen. Das Wachstum der Tiere scheint in klimatisch begünstigten Gegenden rascher vor sich zu gehen. PICARD (59) nennt als Schlüpfzeit der *Pallida*-Wespen in Montpellier die Mitte des Monats Mai, ADLER (3) für Schleswig jedoch den Juli.

Dass indes auch die kalte Jahreszeit den Tieren keine Schranken setzt, lehren die Wespen von *Biorrhiza aptera* Bosc., der agamen Generation von *B. pallida*, die in den Wurzelgallen der Eiche sich entwickeln. Sie bahnen sich schon im Dezember oder Januar einen Weg ins Freie, um ihre Eier in die noch schlafenden Eichenknospen abzulegen. Es ist auch an die zahlreichen überwinternden Larven und Puppen zu erinnern, die meist in abfallenden Gallen am Boden die kalte Jahreszeit verbringen (Linsengallen, viele Knospengallen).

PASZLAVSKY (57) hat Wespen beobachtet, die nach mehrstündiger tiefer Kältestarre innert wenigen Minuten sich wieder erholten. BEYERINCK (7) erwähnt, dass völlig im Eis eingefrorene *Aptera*-Wespen nach dem Auftauen keine Schädigungen erkennen lassen.

Ein grosser Einfluss der Temperatur auf das Leben der Gallwespen ist also nicht zu erkennen. Die Tiere können sich unter sehr verschiedenen Temperaturbedingungen behaupten.

VIII. Diskussion.

Diese Arbeit stellt einen Beitrag zur Kenntnis der Biologie der Gallwespenlarven und ihrer Beziehungen zur gallentragenden Pflanze dar. Es soll deshalb vorerst versucht werden, die Beziehungen der Larve zur Galle zusammenfassend zu betrachten.

Es wurde bereits in der Einleitung dargelegt, dass die Entstehung der Galle auf einen Einfluss des Gallentieres, in unserem Fall der Cynipidenlarve, zurückgeführt werden muss. Welches die Natur dieses „cecidogenen Reizes“ ist, muss dahingestellt bleiben. Ob es sich um einen chemisch-formativen Reiz handelt,

oder ob komplizierte Änderungen des Stoffwechsels im Spiele sind, kann heute noch nicht entschieden werden. Wir müssen uns begnügen mit der Annahme, dass die junge Larve auf das embryonale Gewebe der Pflanze einen Einfluss ausübt, dessen Resultat die Galle ist.

Die Galle hat für die Larve eine doppelte Bedeutung. Einerseits stellt sie den Wohnraum des Tieres dar. Dieses ist von der Aussenwelt abgeschlossen. Es lebt in einer kleinen Höhlung, in welcher ständig eine dampfgesättigte Luft sich befindet. Wir haben gesehen, dass dieser letztere Faktor für die Larve von grosser Wichtigkeit ist.

Zu diesem beschränkten Lebensraum finden wir an der Larve entsprechende Einrichtungen. Ihre Sinnesorgane sind schwach ausgebildet und wenig leistungsfähig. Die Larve ist kaum beweglich. Sie baut sich vor der Verpuppung keinen Kokon, nicht einmal ein zartes Gespinst — während schon bei den nächsten Verwandten der Cynipiden, den Synergiden, die Puppe in einem kleinen Säckchen liegt.

Die Galle ist aber auch das Rohstofflager der Larvennahrung. Durch einen Einfluss der Larve wird der Rohstoff umgewandelt, gewissermassen mundgerecht gemacht. Die Nahrung wird aus einem halbfesten in einen flüssigen Zustand übergeführt; die Zellwände des Nährgewebes dehnen sich und werden weich; Stärke wird in Öl umgewandelt; das Eiweiss scheint abgebaut zu werden.

Auch dazu finden sich entsprechende Einrichtungen: Die Geschmackssinnesorgane können offenbar keine Nahrungsstoffe unterscheiden. Die äusseren Mundteile der Larve sind gering entwickelt, dafür ist ein komplizierter Saugapparat ausgebildet. Entsprechend der leicht assimilierbaren Form der Nahrung erscheint die Verdauung sehr einfach. Aus der Nahrung entsteht wenig Abfall.

Dies ermöglicht anderseits — trotz dem sehr kleinen Darmraum — die Speicherung der Faeces bis zum Ende der Larvenperiode. Wir erinnern gleichzeitig daran, dass auch die Urate oder mindestens deren grösster Teil im Körper gespeichert werden, um erst in der Puppenzeit abgestossen zu werden. Es gelangen also in den Wohnraum bzw. in die Nahrung keine Abfallstoffe. In diesem Zusammenhange muss auch erwähnt werden, dass die abgeworfene Haut von der Larve gefressen wird.

Wir stellen so eine Fülle von subtilen Wechselbeziehungen zwischen der Larve und der Galle fest. Man hat nun zwar die Larve als einen Sklaven der Galle darstellen wollen (ZWEIGELT

(80, 81)). Wohl ist die Larve ausserhalb der Galle ein kümmerlicher Torso. Halten wir uns aber vor Augen, wie mannigfaltig die gegenseitigen Beziehungen sind, und ferner, dass es die Larve ist, die die Galle erzeugt und die Nahrung beeinflusst, dann können wir mindestens für die Cynipiden nicht von einem Sklavenverhältnis sprechen. Auf die scheinbar unsinnige Gegenfrage nach der Bedeutung der Larve für die Galle können wir nur feststellen, dass eine Galle ohne Larve ein völlig sinnloser Luxus der Pflanze wäre.

Die Biologie der Galle und jene der Larve greifen ineinander über. Es kann nicht das eine ohne das andere betrachtet werden. Besonders deutlich erscheint dies in jenen Fällen, wo die Larve in einer Galle lebt, die von der Pflanze abfällt (Linsengallen, viele Knospengallen). Hier überlebt die Galle häufig das Tragorgan; erst nach der Verpuppung der Larve oder gar erst nach dem Schlüpfen der Wespe sterben ihre Gewebe ab.

Wir gelangen dadurch zum Schluss, dass die Larve und die Galle eine biologische Einheit bilden. Nur diese Einheit ist sinnvoll. Die einzelnen Teile sind es nicht.

Auf die Frage nach der Entstehung der wechselseitigen Beziehungen können wir nur Vermutungen äussern. Als primär müssen wir wohl die Fähigkeit des Tieres betrachten, die Pflanze zur Bildung eines tumorartigen Gewebes zu veranlassen. Diese Stufe finden wir etwa bei Blattwespen und gewissen Blattläusen. Die Fähigkeit zur Umwandlung des Nährgewebes dagegen ist eine sekundäre Errungenschaft der Larve. Diese beiden Einflussmöglichkeiten der Larve sind aber wahrscheinlich nicht die einzigen. Ob sie einen Einfluss hat auf die Struktur der Galle, auf die Differenzierung des Tumors in ein Parenchym, ein Sklerenchym und ein Nährgewebe, ist nicht bekannt. Es wurde bereits angedeutet, dass gerade die formative Wirkung der Gallenreize zu vielen Diskussionen Anlass gegeben hat.

Wir haben in dieser Betrachtung die Galle gleichsam von der Pflanze abgetrennt. Es bleibt deshalb übrig, das Verhältnis der Larve zur Pflanze zu untersuchen.

Wir können zunächst betrachten, welche Schädigung die Pflanze durch den Frass der Larve erfährt. Diese ist sehr gering. Die Nahrungsmenge, die eine Cynipidenlarve sich einverleibt, entspricht vielleicht einem einzelnen Lappen eines Eichenblattes. Das Tier ist also ein harmloser Gast an der Pflanze.

Betrachten wir aber den Stoffentzug, den die Pflanze erfährt, wenn sie das Aufbaumaterial für die oft grossen und zahl-

reichen Gallen liefern muss, und ferner den ständig in die Galle einflussenden Saftstrom, der der Pflanze verloren geht, dann müssen wir auf eine eindeutige Schädigung der Pflanze schließen. Dazu kommt, dass Knospengallen die Bildung von Sprossen verhindern; Blattgallen benachteiligen das Blatt usw. Es zeigt sich also eine Wirkung auf die Wirtspflanze, die der Definition des Parasitismus durchaus Genüge tut. Als der eigentliche Parasit erscheint aber nicht die Larve, sondern wiederum die Einheit Larve und Galle zusammen genommen.

Auch hier aber müssen wir uns daran erinnern, dass es die Larve ist, die die Galle erzeugt und damit die Schädigung der Wirtspflanze verursacht. Sie gelangt dadurch in ein indirektes parasitisches Verhältnis zur Pflanze, das sich von allen anderen Erscheinungen des Parasitismus deutlich unterscheidet.

Bereits BISCHOFF (11) charakterisierte die Cynipiden und Chalcididen, soweit sie phytophag sind, als spezialisierte Seitenzweige der Parasitica, ohne indes diese Klassierung näher zu begründen.

Das hier dargestellte Verhältnis der Cynipidenlarve zur Pflanze als eines indirekten Parasitismus hat vielleicht für alle Gallenerzeuger Gültigkeit, besonders aber für alle jene, welche kompliziertere Gallen erzeugen (Gallmücken, Blattwespen, Chalcididen).

Man hat oft die Frage nach dem Nutzen gestellt: Vom Nutzen der Galle und der Pflanze für die Larve, vom Nutzen der Galle für die Pflanze. Die Vorteile, die das Leben in der Galle dem Gallenerzeuger bietet, scheinen evident, ebenso wie die Nachteile, die der Pflanze entstehen.

Schon COCKERELL 1890 (19) hat indes einen Vorteil für die Pflanze erwähnt. Er verglich blattminierende und gallenerzeugende Larven. Während der Minierer ein Blatt zugrunde richten kann, wird die Gallenlarve isoliert, und das Blatt lebt weiter. Einen ähnlichen Gedankengang verfolgte COOK, wenn er in der Gallenbildung einen misslungenen Versuch der Pflanze sah, den fremden Organismus einzukapseln.

Diese Autoren scheinen aber zu übersehen, dass die Schädigung der Pflanze durch die Stoffabgabe an die Galle weit grösser sein kann als der Schaden, den minierende Insekten verursachen.

BECHER 1917 (4) versuchte, die Nachteile, welche die Pflanze erfährt, als eine „fremddienliche Zweckmässigkeit“ zu deuten. Ich werde darauf unten zu sprechen kommen.

Als eine Erweiterung des Grundgedankens von COCKERELL, aber auch als eine Replik gegen BECHER, hob ZWEIGELT (80, 81) als Vorteil für die Pflanze „die Beschränkung des Parasiten nach Ort und Zeit“ hervor, welche Ansicht auch von WEBER (76) übernommen wurde. Der Gallenerzeuger ist in der Regel auf ein bestimmtes Organ angewiesen: Beschränkung nach dem Ort. Alle übrigen Organe sind gegen die betreffende Art immun. — Nur Gallentiere, die auf embryonales Gewebe wirken können, sind imstande, eine Galle zu erzeugen. Ist das Gewebe bereits völlig differenziert, so wird sich keine Galle bilden: Beschränkung nach der Zeit.

In Fortführung dieser Gedankengänge könnte man als Vorteil für die Pflanze auch die komplizierte Ausgestaltung der Gallen und den Generationswechsel anführen, die die Entwicklung von höchstens zwei Generationen der Gallenerzeuger in einem Jahre zulässt.

Jedoch ist allen solchen Erwägungen die ausserordentlich subtile Anpassung der Legeinstinkte der Wespenweibchen an die Gegebenheiten der Pflanze entgegenzuhalten, die besonders durch die Arbeiten von BEYERINCK (7) und ADLER (2) aufgezeigt wurde. Es sind allerdings nur wenige Beobachtungen vorhanden, wie viele Eier infolge Deponierung am falschen Ort und zur falschen Zeit nicht zur Entwicklung gelangen. Die mit grosser Regelmässigkeit und in beträchtlicher Zahl erscheinenden Gallen zeigen aber, dass diese Legeinstinkte offenbar gut funktionieren.

Diese Versuche, für die Pflanze einen Nutzen festzustellen, halten aber auch einem anderen Einwand nicht stand: Gemessen am Schaden, der durch andere Insekten verursacht wird, mögen die Gallwespen harmlos sein. Eine Schädigung der Pflanze kommt aber durchaus zustande. Es geht nun nicht an, aus dem Umstand, dass der Schaden grösser sein könnte, einen Vorteil für die Pflanze zu konstruieren.

Damit soll nun nicht etwa die von BECHER vertretene Theorie unterstützt werden. Der Gedanke, dass die Pflanze dem Parasiten Wohnung und Nahrung zur Verfügung stellt, wobei ihr eigener Körper geschädigt werden kann — die Annahme einer fremddienlichen Zweckmässigkeit also — beruht auf der Vorstellung, die Bildung einer Galle sei eine Aktion der Pflanze.

Besonders ZWEIGELT (81) hat auf die Unhaltbarkeit dieser Ansicht hingewiesen. Die Bildung der Galle ist nicht eine Aktion, sondern eine Reaktion der Pflanze. Sie reagiert auf den „Gallenreiz“ mit der Bildung einer Galle.

Ob die Pflanzen, welche Cynipidengallen tragen, dem Gallenreiz einen Widerstand entgegensetzen können, ist nicht bekannt. Es muss jedoch nur an die rebelausfesten Rebensorten erinnert werden, um eine solche Resistenz als durchaus möglich erscheinen zu lassen. Wie weit indes die Ansicht ZWEIGELTS, jedes Gallenproblem stelle zunächst ein Kampfproblem dar — nämlich einen Kampf zwischen dem Gallenerzeuger und der Pflanze — für die Cynipiden Geltung hat, muss dahingestellt bleiben.

Wenn ZWEIGELT aber feststellt: „Die Gallenbildung ist grobmorphologisch vom Parasiten abhängig, die ganzen Détails aber sind eine Angelegenheit der Pflanze. Was hier entsteht, muss der Parasit zur Kenntnis nehmen, morphologisch, biologisch und physiologisch, sich also anpassen“, so müssen wir doch in Betracht ziehen, dass diese Formulierung, die aus Untersuchungen über Blattlausgallen gewonnen wurde, für die Gallwespen nur beschränkt Gültigkeit hat. Die Cynipidenlarve hat sich durchaus nicht einfach der Galle angepasst, sondern sie ist imstande, das Nährgewebe der ausgebildeten Galle so zu beeinflussen, dass es der Physiologie der Larve entspricht.

Wir können aber die Forderung des genannten Autors nur unterstreichen, dass es zum Verständnis des Gallenproblems notwendig ist, dieses der teleologischen Spekulation zu entkleiden. Nur so wird es möglich sein, dieses Problem objektiv zu erfassen.

IX. Zusammenfassung.

1. Es werden die Veränderungen beschrieben, die am Nährgewebe der Cynipidengallen während des Abbaus durch die Larve eintreten. Die Zellen des Nährgewebes werden durch Dehnung der Membranen vergrößert. Der Zellinhalt wird durch starke Wasseraufnahme aus einem halbfesten in einen flüssigen Zustand übergeführt. Kerne und Nukleolen werden beträchtlich vergrößert. Das Plasma wird umgewandelt; es färbt sich mit Kernfarbstoffen. Stärke wird in Öl umgewandelt. Der Zellinhalt geht von einer sauren zu einer alkalischen Reaktion über.

2. Durch Vergleich mit Gallen, deren Larven durch Parasiten gestört oder getötet sind, wird dargestellt, dass diese Umwandlungen auf einen von der Cynipidenlarve ausgehenden Einfluss zurückzuführen sind. In den Gallen konnten keine Mikroorganismen nachgewiesen werden.

3. Der Bau der Cynipidenlarven wird zusammenfassend besprochen; eingehend wird die Organisation des Kopfes behandelt.

4. Das Wachstum der Cynipidengalle verläuft schneller als das der Larve. Dies begründet sich damit, dass der Larve vor dem Ende des Gallenwachstums noch nicht genügend Nahrung zur Verfügung steht.

5. Die Nahrungsaufnahme der Cynipidenlarven wird als ein kombinierter Saug- und Pumpvorgang beschrieben. Die Mandibeln spielen dabei eine untergeordnete Rolle; die Hauptarbeit wird durch den Pharynx und dessen Muskulatur geleistet.

6. Die Nahrung der Cynipidenlarven muss flüssig sein. Visköse oder trockene Stoffe werden nicht aufgenommen, ebenso wenig Stoffe, deren Temperatur mehr als $36-40^{\circ}\text{C}$ beträgt. Durch Verfütterung verschiedener Substanzen wird festgestellt, dass die Geschmackssinnesorgane der Larven wenig oder nicht funktionstüchtig sind.

7. Der Abbau der aufgenommenen Nahrung im Mitteldarm der Larve wird untersucht. Sehr rasch wird das Wasser resorbiert; in 12–24 Stunden werden die Fettstoffe, in über 24 Stunden die Eiweissstoffe abgebaut. Die abgebauten Nahrungsstoffe werden im Mitteldarm gespeichert. Die Resorption beansprucht längere Zeit als die Nahrungsaufnahme. Die Assimilation erfolgt wahrscheinlich erst in den Fettzellen.

Eine besondere Anpassung der Verdauung der Larve an ihre spezialisierte Nahrung konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

8. Unverdauliche Stoffe werden in Form kleiner Körper aus dem Verdauungsprozess ausgeschieden; diese Körper verbleiben im Mitteldarm, um erst kurz vor der Verpuppung als Meconium ausgestossen zu werden.

9. Im Lumen der Malpighischen Gefässe finden sich Kristalle aus Kalziumoxalat oder Kalziumkarbonat. Die Gefässe scheiden ferner ständig eine klare Flüssigkeit aus; diese färbt sich mit Kernfarbstoffen, war aber im übrigen nicht näher zu bestimmen.

Die Hauptmasse der Harnsubstanzen wird in den Fettzellen als Urat gespeichert. Ihr Abbau erfolgt nach BERLESE und PEREZ erst während der Puppenzeit. Sie werden durch die imaginalen Malpighischen Gefässe ausgeschieden.

10. Die Beweglichkeit der Cynipidenlarven ist sehr gering. Sie sind nachts aktiver als am Tage.

11. Die Cynipidenlarven sind völlig von der Erhaltung eines feuchten Milieus in der Galle abhängig. Die notwendige Feuchtigkeit wird nur durch den ständig in die Galle einfließenden Saftstrom der Pflanze aufrechterhalten. Die Galle selbst ist gegen Wasserverlust schlecht geschützt.

12. Die Temperatur ist von geringem Einfluss auf das Leben der Gallwespen.

13. Auf Grund der mannigfaltigen Beziehungen zwischen der Cynipidenlarve und der Galle wird die letztere nicht in erster Linie als ein Bestandteil der Pflanze, sondern mit der Larve zusammen als eine biologische Einheit aufgefasst. Die Cynipidenlarve steht zur Wirtspflanze in einem indirekt parasitischen Verhältnis.

Literatur.

1. ABDERHALDEN, E. 1946. Lehrbuch der physiologischen Chemie. Basel 1946.
2. ADLER, H. 1877. Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden. Dt. entomol. Zs. 21.
3. — 1881. Über den Generationswechsel der Eichengallwespen. Zs. wiss. Zool. 21.
4. BECHER, 1917. Die fremddienliche Zweckmässigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. Jena 1917.
5. BERLESE, A. 1901. Vorgänge, welche während der Nymphosis der metabolischen Insekten vorkommen. Zool. Anz. 24.
6. — 1902. Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici. Riv. Pat. veget. 9.
7. BEYERINCK, M. W. 1882. Beobachtungen über die ersten Entwicklungsstadien einiger Cynipidengallen. Verh. Kon. Akad. Wetenschappen Amsterdam, 22.
8. — 1888. Über das Cecidium von *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina*. Bot. Zg. 46.
9. BIANCHETTI, E. 1920. Zur Methodik des Nachweises diastatischer Wirkungen. Diss. Zürich Univ.
10. BIEDERMANN, W. 1911. Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. WINTERSTEINS Handbuch der vgl. Physiologie, Band II.
11. BISCHOFF, H. Biologie der Hymenopteren. Berlin 1927.
12. BLOESCH, C. 1903. Gallwespen, gesammelt in der Umgebung von Laufenburg. Mitt. schweiz. entomol. Ges. 9.
13. BÖRNER, C. 1919. Stammesgeschichte der Hautflügler. Biol. Centralbl. 39.
14. BRANHOFFER & ZELLNER, 1914. Chemische Untersuchungen über Pflanzengallen I. Zs. physiol. Chemie 90.
15. — 1918. Chemische Untersuchungen über Pflanzengallen, II. Zs. physiol. Chemie 101.
16. — 1920. Chemische Untersuchungen über Pflanzengallen III. Zs. physiolog. Chemie 109.
17. BUCHNER, P. Tier und Pflanze in Symbiose. Berlin 1930.
18. BULLRICH, O. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Cynipidenlarven. Diss. Berlin.
19. COCKERELL 1890. Nature 41.

20. COOK, M. Th. 1902. Galls and Insects producing them. *Ohio Naturalist* 2.
21. COSENS, A. 1912. A Contribution to the Morphology and Biology of Insect Galls. *Transact. Canad. Inst.* 9.
22. DOCTERS VAN LEEUWEN-RIYNVAAN 1910. Kleinere cecidologische Mitteilungen II. *Ber. dt. bot. Ges.* 28.
23. ENSLIN 1916. Blattwespengallen. *Internat. entomol. Zs.* Guben 10.
24. FOCKEU, H. 1889. Contribution à l'histoire des galles. Etude anatomique de quelques espèces. Thèse, Lille.
25. FRÜHAUF, E. 1924. Legeapparat und Eiablage bei Gallwespen. *Zs. wiss. Zool.* 121.
26. HAVILAND, M. D. 1921. On the bionomics and postembryonic development of certain Cynipid hyperparasites of Aphids. *Quart. Journ. microsc. Sci.* London NS. 65.
27. HOUARD, C. 1908—1913. Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. T. I—III. Paris.
28. HUBER, H. 1929. Über den Zustand und die Rolle der Gerbstoffe in der Pflanze. *Jahrb. wiss. Bot.* 70.
29. JORDAN, H. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Bd. I, Ernährung, Jena 1913.
30. JORDAN, H. & HIRSCH, G. 1928. Einige vergleichend-physiologische Probleme der Verdauung bei Metazoen. (Typen des Nahrungsgewinns usw.). *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, Bd. III, Berlin 1928.
31. KELLER, C. 1896. Eichenbeschädigungen durch Cynips megaptera. *Schweiz. Zs. Forstwesen*, 1896.
32. KIEFFER, J. J. Les Cynipides. (E. ANDRE, *Spécies des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie*) Paris 1900.
33. — — Die Gallwespen Mitteleuropas. Die Insekten Mitteleuropas, hg. v. C. SCHRÖDER, Bd. III, Stuttgart 1914.
34. KINSEY, A. C. 1920. Life histories of American Cynipidae. *Bull. Amer. Mus.* New York 42.
35. — — 1920. Phylogeny of the Cynipoid genera. *Bull. Amer. Mus.* New York 42.
36. KLEIN, G. Allgemeine und spezielle Methodik der Histochemie. *Methodik der wiss. Biologie*, Bd. I, Berlin 1928.
37. KOCH 1895. *Phytochemische Studien*. Diss., Lausanne.
38. KOSTOFF & KENDALL 1929. Studies on the structure and development of certain Cynipid galls. *Biol. Bull. Marinebiol. Lab. Woodshole, Mass.* 56.
39. KRÜGER, P. & GRAETZ, F. 1928. Die Fermente des Flusskrebs-Magensaftes. *Zool. Jahrb.* 45.
40. KRÜGER, P. 1929. Über die Verdauungsfermente der Wirbellosen. *Sitz. ber. Preuss. Akad. Wiss.* 26.
41. KÜSTENMACHER, M. 1895. Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit besonderer Berücksichtigung des Gerbstoffes, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 26.
42. KÜSTER, E. Die Gallen der Pflanzen. *Lehrbuch für Botaniker und Entomologen*. Leipzig 1911.
43. — Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl., Jena 1925.
44. — 1925. Über experimentell erzeugbare Gallen. *Naturwiss. Monatshefte* 6.
45. LACAIZE-DUTHIERS 1853. Recherches pour servir à l'histoire des Galles. *Ann. sc. nat., Bot. Sér. III.*
46. LISON, L. 1942. Recherches sur l'histophysiologie comparée de l'excrétion chez les arthropodes. *Mém. Acad. Roy. Belg. Sciences* 19.

47. MAGNUS, W. Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914.
48. MAYR, G. L. 1876. Die europäischen Cynipidengallen, mit Ausschluss der auf Eichen vorkommenden Arten. Jahresbericht der Rossauer Kommunal-Oberrealschule, Wien 1876. Faksimile-Ausgabe 1907.
49. — 1870. Die mitteleuropäischen Eichengallen, ibidem 1870/71. Faksimile-Ausgabe 1907.
50. MOLLIARD, M. 1912. Sur les phénomènes d'oxydation comparés dans les galles et dans les organes homologues normaux. C. R. Acad. Sci. Paris 154.
51. MOREILLON, M. 1913. Première Contribution au Catalogue des Zoocécidies de la Suisse. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 49.
52. — — 1916/17. Seconde Contribution, ibidem 51.
53. — — 1921/22. Troisième Contribution, ibidem 54.
54. NEMEC, B. 1928. Über Pflanzentumoren. Arch. exper. Zellforschung 6.
55. NIERENSTEIN, M. 1919. Journ. chem. soc. 115.
56. NORD & WEIDENHAGEN. Handbuch der Enzymologie, hg. v. —, Leipzig 1940.
57. PASZLAWSKY, A. 1883. Beiträge zur Biologie der Cynipiden, Wien. entomol. Zg. 2.
58. PEREZ, C. 1902. Bull. Sci. France-Belgique 37.
— 1920. Sur les inclusions des cellules grasses pendant la métamorphose. Arch. zool. exp. Notes 59.
59. PICARD, F. 1931. Recherches biologiques sur un Cynipide, *Biorrhiza pallida* Ol. Bull. biol. France-Belgique 65.
60. PIGEOT, P. 1901. Cynipides gallicoles des Ardennes. Bull. Soc. hist. nat. Ardennes 8.
61. PRILLIEUX, 1876. Etude sur la formation et le développement de quelques galles. Ann. sci. nat., Bot. sér. VI, 3.
62. RENGEL, C. 1903. Zusammenhang von Mittel- und Enddarm bei den Larven der aculeaten Hymenopteren. Zs. wiss. Zool. 75.
63. RIEDEL, M. Gallen und Gallwespen. 2. Aufl., Stuttgart 1910.
64. ROSS, H. Die Pflanzengallen Bayerns und der angrenzenden Gebiete, Jena 1916.
65. RÖSSIG, H. 1904. Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Zool. Jahrb. Syst. 20.
66. RÜBSAAMEN, E. H. 1898. Über Gallen, Sammeln und Konservieren derselben und die Zucht der Gallenerzeuger. Ill. Zs. Ent. 3.
67. — 1899. Über die Lebensweise der Cecidomyiden. Biol. Centralbl. 19.
68. SCHENCK, A. 1862. Beiträge zur Kenntnis der nassauischen Cynipiden und ihrer Gallen. Nassauische Jahrb. f. Naturkunde 17.
69. SCHMIDT, G. W. 1933. Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung des Pflanzenkrebses. Diss. Basel.
70. STELLWAAG, F. 1921. Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Monograph. z. angew. Ent. 6.
71. STÖBER, W. K. 1927. Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Lepidopteren. Zs. vgl. Physiol. 6.
72. TUNMANN, O. Pflanzenmikrochemie, Berlin 1913.
73. UHLMANN, J. 1880. Kleiner Beitrag über Eichengallen aus der Nähe Berns. Mitt. Schweiz. ent. Ges. 6.
74. ULLMANN, T. 1932. Über die Einwirkung der Fermente einiger Wirbelloser auf polymere Kohlehydrate. Zs. vgl. Physiol. 17.

75. VORMS-RAVILLARD, A. 1935. Modifications anatomiques des galls arrêtées dans leur développement. Thèse Paris.
 76. WEBER, H. Lehrbuch der Entomologie, Jena 1933.
 77. WEHRMEISTER, H. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Cecidomyidenlarven mit besonderer Berücksichtigung des Darmes. Zool. Jahrb. Syst. 49.
 78. WEIDEL, F. 1911. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipiden-Gallen der Eiche. Flora 102.
 79. WIGGLESWORTH, V. B. Principles of Insect Physiology, 2. Aufl., London 1942.
 80. ZWEIGELT, F. 1917. Blattlausgallen unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Ätiologie. Zbl. f. Bakt. Abt. II, 47.
 81. — 1941. Immunität und Gallenproblem. Zs. ang. Ent. 28.
-

Curriculum vitae.

Ich, *Paul Bruno Roth*, von Solothurn (Schweiz), wurde am 5. Dezember 1922 als Sohn des Ernst Roth, Kaufmann, und der Marie Roth geb. Werder, in Solothurn geboren.

Nach der Primarschule besuchte ich die Kantonsschule Solothurn, die ich im Herbst 1941 mit dem Maturitätszeugnis (Typus A) verliess. Das Studium der Biologie begann ich im Herbst 1941 an der Universität Bern, die ich nach 2 Semestern im Sommer 1942 verliess, um vom Herbst 1942 bis jetzt meine Studien an der Universität Basel fortzusetzen und zu beenden. Durch den Militärdienst verlor ich die Sommersemester 1943 und 1944.

Seit dem Herbst 1946 befasste ich mich, unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. E. Handschin, mit meiner Dissertation.

Ich besuchte Vorlesungen und Kurse folgender Dozenten: Arbenz, Baltzer, Baumann, Buxtorf, Erlenmeyer, Feitknecht, Geiger-Huber, Geigy, Greinacher, Handschin, Hediger, Heitz, Lehmann, Mislin, Nussbaumer, Portmann, Reichel, Ruggli, Schopfer, Schüepp, Senn, Signer, Tomcsik, Vonderschmitt.
